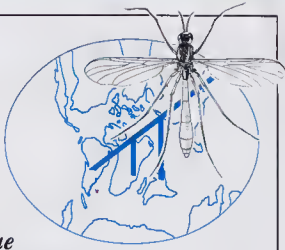
Pc 260 C1 2ème ex

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ZOOLOGIE
TOME 148
1990

Loïc MATILE



Recherches sur la systématique et l'évolution des Keroplatidae (Diptera, Mycetophiloidea)

Publié avec le concours du Ministère de la Recherche et de la Technologie (DIST)

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Directeur de la publication : Philippe BOUCHET
Rédacteurs (Editors) : P. BOUCHET, A. DUBOIS, C. ERARD
Secrétariat : Bernadette CHARLES
Conception graphique : Alain DEFLIPPI
Rédaction : 57, rue Cuvier
75005 Paris

Les Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle publient des travaux originaux majeurs (100 pages et plus) dans les domaines suivants : Zoologie (série A), Botanique (série B), Sciences de la Terre (série C). Les auteurs sont invités, pour toutes les questions éditoriales, à prendre contact avec le directeur de la publication.

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle publishes major original contributions (100 pages and over) in three different series : Zoology (série A), Botany (série B), Earth Sciences (série C). Prospective authors should contact the Editor. Manuscripts in French and English will be considered.

Vente en France
(uniquement)

Éditions du Muséum
Lionel GAUTHIER
38, rue Geoffroy St-Hilaire
75005 Paris
Tél. : (1) 40-79-37-00
Telex MUSNAHN 202641 F
Fax : (1) 40-79-34-84

Sales Office
(France excluded)

Universal book services
Dr. W. BACKHUYS
Warmonderweg 80
2341 KZ Oegstgeest
The Netherlands
Tel. : (71) 17 02 08
Fax : (71) 17 18 56

Parution et prix irréguliers. Les ordres permanents d'achat et les commandes de volumes séparés sont reçus par le service de vente. Catalogue sur demande. Une liste des derniers titres parus figure en page 3 de couverture.

Volumes are published at irregular intervals, and at irregular prices. Standing orders and orders for single volumes should be directed to the Sales Offices. Free price list and catalogue on request. Recently published memoirs are listed on page 3 of the cover.

The Muséum national d'Histoire naturelle also publishes a Bulletin.

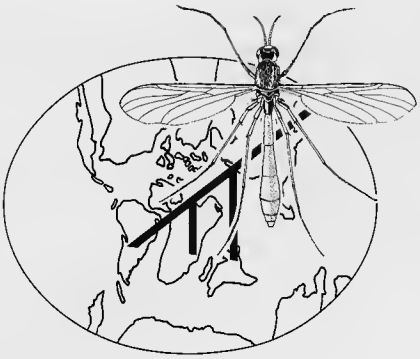
Source : MNHN, Paris

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00132120 6

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Recherches sur la systématique et l'évolution des Keroplatidae (Diptera, Mycetophiloidea)



Source : MNHN, Paris

ISBN : 2-85653-173-3
ISSN : 0078-9747
© Éditions du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 1990.

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

SÉRIE A
ZOOLOGIE
TOME 148

Loïc MATILE
avec la collaboration de Gilbert HODEBERT pour les illustrations
Muséum national d'Histoire naturelle
Laboratoire d'Entomologie
45, rue Buffon
75005 Paris

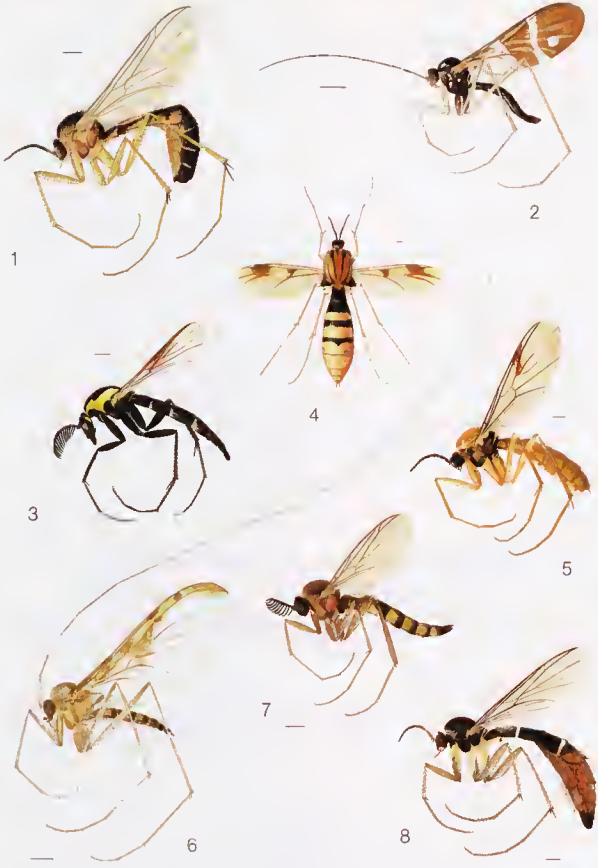
Recherches sur la systématique et l'évolution des Keroplatidae (Diptera, Mycetophiloidea)

Publié avec le concours du Ministère de la Recherche et de la Technologie (DIST)

ÉDITIONS
DU MUSÉUM
PARIS

1990

Source : MNHN, Paris



Habitus de quelques Keroplatidae. — 1 : *Urytalpa ochracea* (Meigen), ♂ (Europe) ; 2 : *Chasmoneura concinna* n. sp., ♀ (Australie) ; 3 : *Tamborinea commoni* Matile, ♂ (Australie) ; 4 : *Keroplatus tipuloides* Bosc, ♀ (Europe) ; 5 : *Platyura pectoralis* Coquillet, ♀ (Amérique du Nord) ; 6 : *Macrocera punctiosta* Edwards, ♀ (Afrique tropicale) ; 7 : *Platyroptilon miersii* Westwood, ♂ (Amérique du Sud) ; 8 : *Triplasya erythropyga* Matile, ♂ (Afrique tropicale). Échelles : 1 mm.

Aquarelles originales de Gilbert HODEBERT.

Source : MNHN, Paris

Dédié à la mémoire de mon Maître,
Eugène Séguy

Source : MNHN, Paris

Nous disséquons des mouches, dit le philosophe, nous mesurons des lignes, nous assemblons des nombres ; nous sommes d'accord sur deux ou trois points que nous entendons, et nous disputons sur deux ou trois mille que nous n'entendons pas.

Voltaire, *Micromegas*

God in His wisdom
Made the fly
And then forgot
To tell us why

Ogden Nash, cité par Harold Oldroyd
The Biology of Flies

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

Résumé 13
Extended abstract 15

INTRODUCTION

Avant-propos 17
Généralités 18
Matériel et méthodes 24

ÉLÉMENTS DE MORPHOLOGIE

Introduction 29
L'imago 30
Tête 30
Région cervicale 37
Thorax 38
Ailes 47
Région basalaire 48
Nervation 50
Balanciers 54
Pattes 55
Abdomen 60
Préabdomen 60
Postabdomen mâle 64
Postabdomen femelle 73
La nymphe 81
La larve 87
Tête 91
Thorax 111
Abdomen 114

SYSTÉMATIQUE

Introduction 123
Clé des sous-familles 125
Sous-famille des Arachnocampinae 126
Introduction 126

Source : MNHN, Paris

Description des sous-genres 127
SOUS-FAMILLE DES MACROCERINAE 134
Introduction 134
Clé des tribus, genres et sous-genres 137
Description des genres de *Macrocerini* 139
Angazidzia Matile 139
Chiasmoneura de Meijere 142
Chiasmoneurella Matile 157
Hesperodes Coquillett 159
Macrocera Meigen 162
Paramacrocera Edwards 171
Vockerothia n. gen. 176
Description des genres de *Robsonomyiini* 178
Kelneria Matile 178
Micrepimera n. gen. 180
Robsonomyia Matile & Vockeroth 183
Srilankana n. gen. 185
Description du plésion *Schlueterimyia* Matile 187
SOUS-FAMILLE DES KEROPLATINAE 189
Introduction 189
Clé des tribus, genres et sous-genres 190
Description des genres de *Keroplatini* 193
Cerotelion Rondani 193
Ctenoceridion Matile 205
Duretina n. gen. 210
Euceroplatus Edwards 214
Heteropterna Skuse 225
Hikanoptilon n. gen. 252
Keroplatus Bosc 255
Mallochinus Edwards 276
Nauarchia n. gen. 280
Neoceroplatus Edwards 283
Paracerotelion Matile 302
Placoceratias Enderlein 305
Platyroptilon Westwood 312
Rocetelion Matile 324
Setostylus n. gen. 329
Tergostylus Matile 338
Tolletia Matile 346
Xenokeroplatus n. gen. 350

PHYLOGÉNIE

INTRODUCTION 359
Critères d'apomorphie et de plésiomorphie 359
Groupes monothétiques et polythétiques 360
Homoplasies de développement 361
Mise en séquence 363

Source : MNHN, Paris

HISTORIQUE 363
Les hypothèses de Hennig 363
Les hypothèses de Tuomikoski 366
LA MONOPHYLIE DES KEROPLATIDAE 366
Macrocerinae et Keroplatinae 366
Arachnocampinae 367
Autapomorphies des Keroplatidae 371
Le problème des Lygistorrhinidae 371
Le problème du groupe-frère des Keroplatidae 383
ANALYSE DES CARACTÈRES ET TENDANCES ÉVOLUTIVES 386
Imago 387
Tête 387
Thorax 399
Pattes 413
Aile 424
Préabdomen 444
Postabdomen mâle 451
Postabdomen femelle 470
Nymphe 473
Nototheque 473
Stigmates 473
Larve 473
Tête 473
Thorax 476
Abdomen 477
Toiles et cocons de nymphose 477
HYPOTHÈSES DE PHYLOGÉNIE 478
Sous-familles 478
Monophylie des Arachnocampinae 478
Monophylie des Macrocerinae 479
Monophylie des Keroplatinae 479
Relations entre sous-familles 480
Sous-famille des Arachnocampinae 480
Sous-famille des Macrocerinae 480
Monophylie des genres et sous-genres 481
Relations phylogénétiques au niveau spécifique 484
Monophylie des tribus 489
Relations phylogénétiques au niveau générique 490
Sous-famille des Keroplatinae (*Keroplatini*) 495
Monophylie des genres et sous-genres 495
Relations phylogénétiques au niveau spécifique 499
Relations pbylogénétiques au niveau générique 531

Source : MNHN, Paris

BIOGÉOGRAPHIE

INTRODUCTION 541
Les trois biogéographies 541
Centre d'origine, vicariance et dispersion 542
Les données géologiques 548
Remarques 552
LES TRACÉS GÉNÉRALISÉS ET LEUR DATATION 552
Les tracés gondwaniens 552
Le tracé oriento-australasien 557
Le tracé circum-tasmanien 558
Les tracés transatlantiques 562
Les tracés transpacifiques 564
LES TRACÉS PARTICULIERS 565
Sous-famille des Arachnocampinae 566
Sous-famille des Macrocerinae 567
Sous-famille des Keroplatinae, tribu des *Keroplatini* 574
LE PEUPLEMENT DE LA TERRE PAR LES KEROPLATIDAE 600
Chronologie 600
La faune kéroplatidienne du Globe au Crétacé moyen 603
Keroplatidae et expansion terrestre 609

CONCLUSIONS 629

REMERCIEMENTS 637

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 639

ANNEXE 655

ADDENDUM 670

INDEX DES TAXA NOUVEAUX, SYNONYMIES, etc. 671

INDEX SYSTÉMATIQUE 673

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

MATILE, L., 1990. RECHERCHES SUR LA SYSTÉMATIQUE ET L'ÉVOLUTION DES KEROPLATIDAE (DIPTERA, MYCETOPHILOIDEA). Mém. Mus. natn. Hist. nat., (A) **148** : 1-682. Paris ISBN : 2-85653-173-3.

Publié le 31 juillet 1990.

Ce travail comporte quatre parties, morphologique, systématique, phylogénétique et biogéographique. Chacune commence par une introduction dans laquelle sont brièvement précisés les concepts et les principes méthodologiques entrant en jeu.

La partie morphologique est consacrée à l'étude détaillée des espèces-types des trois sous-familles, Arachnocampinae, Macrocerinae et Keroplatinae, qui composent les Keroplatidae. Les imagos, les nymphes et les larves sont successivement envisagés, chaque section étant introduite par le point des connaissances acquises, et close par une brève discussion des caractères marquants observés, éventuellement des problèmes d'interprétation et d'homologie.

La deuxième partie comporte les descriptions des genres de Keroplatidae, à l'exception des *Orfeliini*. Une étude détaillée est faite des 31 genres étudiés (dont huit inédits), à partir de leur espèce-type et en tenant compte des variations intragénériques des caractères. Les différents organes sont illustrés chez l'espèce-type, ainsi que, chaque fois que possible, les genitalia mâles de toutes les autres espèces. Cinquante-deux espèces nouvelles sont également décrites.

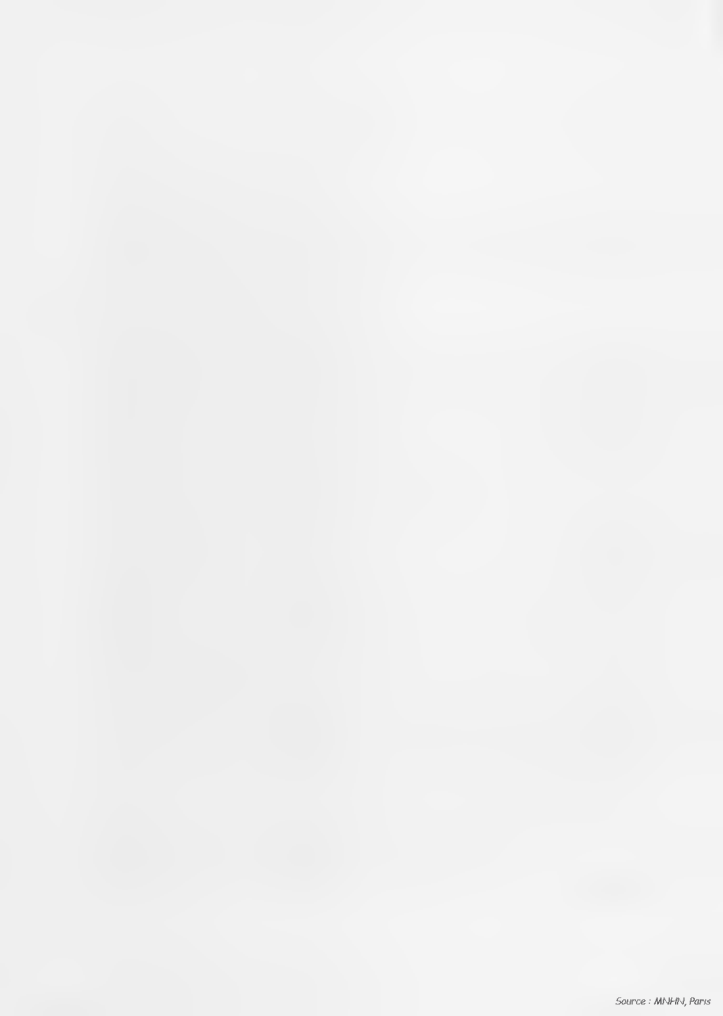
L'étude de la phylogénie forme la troisième partie. Après une introduction où sont notamment évoqués les critères d'apomorphie et de plésiomorphie, le problème des groupes monothétiques et polythétiques et celui des homoplasies de développement, un historique des rares hypothèses déjà émises est donné. La monophylie des Keroplatidae et de leurs sous-familles est ensuite abordée, ainsi que le problème de la place des Lygistorrhinidae au sein des Mycetophiloidea. Une hypothèse de phylogénie des sept familles qui les forment est proposée pour la première fois. Il est ensuite procédé à une analyse cladistique détaillée des caractères, et les principales tendances évolutives des Mycetophiloidea sont établies. Près de 200 états de caractères sont ainsi reconnus comme apomorphes, ce qui permet de proposer des hypothèses de phylogénie aux divers niveaux.

La quatrième partie est consacrée à un essai de reconstitution de l'évolution des Keroplatidae dans l'espace et dans le temps. Il est tout d'abord procédé à l'étude des tracés généraux suivis par les Keroplatidae et les autres Mycetophiloidea, ainsi que par les rares Diptères pour lesquels des données phylogénétiques ont été publiées. Ils sont datés grâce aux données de la tectonique des plaques et aux événements épicontinentaux. Les tracés particuliers formés par les différentes lignées de Keroplatidae sont ensuite énumérés, et l'évolution possible de ces lignées retracée. Des hypothèses sont émises sur le peuplement de la Terre par cette famille. On présente ainsi ce qu'a pu être la faune kéroplatidienne du Globe au Crétacé moyen. Enfin, les nombreux tracés transpacifiques reconnus, qui réfutent le paradigme de la tectonique globale, amènent à envisager l'une des hypothèses alternatives, celle de l'expansion terrestre. Une série de cartes paléogéographiques correspondant aux hypothèses du diamètre constant et de l'expansion, sur lesquelles sont reportés les cladogrammes des groupes transpacifiques, sont congruentes avec l'un des modèles expansionnistes.

L'ensemble des résultats obtenus et des hypothèses émises est examiné dans la conclusion, tant sur le plan morphologique et systématique que sur ceux de la phylogénie et de la biogéographie.

Les matrices des caractères pris en compte dans l'analyse phylogénétique sont données en annexe. Suivent une bibliographie de plus de 600 références, un index des taxa nouveaux, nouvelles combinaisons, etc., et un index systématique.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

EXTENDED ABSTRACT

MATILE, L., 1990. RECHERCHES SUR LA SYSTÉMATIQUE ET L'ÉVOLUTION DES KEROPLATIDAE (DIPTERA, MYCETOPHILOIDEA). Mém. Mus. natn. Hist. nat., (A) **148** : 1-682. Paris ISBN : 2-85653-173-3.

Published 31 July 1990.

Researches on the systematics and evolution of the Keroplatidae (Diptera, Mycetophiloidea)

The Keroplatidae are terrestrial Diptera belonging to the infraorder Bibionomorpha and to the superfamily Mycetophiloidea (= Sciaroidea). The earliest known fossil belonging to this family dates from the Middle Cretaceous, about a hundred MY ago. The family presently includes some 800 species and 80 genera and occurs in all zoogeographical regions, from Greenland in the North to the Crozet Islands in the South.

This work is an attempt to elucidate the evolution of the Keroplatidae through form, time and space, according to cladistic and vicariance biogeography methodologies. The results of this study are given in four parts under the main general headings of morphology, systematics, phylogeny and biogeography. Separate introductory sections dealing with historical and methodological aspects are given for each part.

The introduction briefly reviews the general characters and biology of extant and fossil Mycetophiloidea and Keroplatidae. Larvae of Keroplatidae are hygrophilous and aphototropic and rely mostly on cutaneous respiration. While some are predaceous, most are fungivorous and are associated in some way with bracket-fungi (Polyporaceae). Adults of most species live in forests and other humid and dark places such as caves, ravines and banks of streams ; they are fragile, slow flying and short lived. There are reasons to believe that activities of both larvae and adults are mainly nocturnal. The Keroplatidae have little capacity for chance dispersal, and are therefore an excellent biogeographical material.

In Part I, a comprehensive study is undertaken on the morphology of the type species of the three subfamilies of Keroplatidae, Arachnocampinae, Macrocerinae and Keroplatinae. The adults, pupae and larvae are treated and illustrated in succession, each section beginning with a review of the present state of knowledge and ending by a short discussion on the main characters observed and eventually on problems of interpretation and homology.

Part II includes the systematic description of the genera of Keroplatidae, with the exception of the *Orfeliini*, which are taken into account only in the character analysis of Part III and in the biogeographical discussions. The type species of thirty-one genera (of which eight are new to science) are treated and illustrated in details, and intrageneric variation is also taken into account. The male genitalia of all available species, being essential for species identification, are illustrated. Fifty-two new species are described, and keys are given when necessary.

The phylogeny of the family is treated in Part III. The discussion begins with some remarks on methodology, namely criteria of apomorphy, problems of monothetic and polythetic groups and of homoplasy, and sequencing of taxa. Previous phylogenetic hypotheses on the Mycetophiloidea are reviewed. The monophyly of the family Keroplatidae and of each of its three subfamilies is ascertained. The relationships of all seven families of Mycetophiloidea are studied, especially those of the Lygistorrhinidae, previously considered to be the sister-group of the Keroplatidae. The Diadocidiidae are inferred to be the true sister-group of Keroplatidae, the pair thus formed being in its turn the sister-group of the Bolitophilidae + Mycetophilidae + Lygistorrhinidae + Sciaridae ; the Ditomyiidae are assumed to represent the plesiomorphous sister-family of these two monophyletic groups.

Source : MNHN, Paris

A detailed character analysis follows, and the main evoluttionary trends of the Mycetophiloidea are outlined. Out-group comparisons are made, either on the Triassic pre-mycetophiloids or on other nematocerous Diptera, especially Bibionomorpha. About 200 character states are thus recognized as apomorphous, making it possible to present hypotheses on the phylogeny of the Keroplatidae at the various hierarchic levels. These hypotheses are illustrated by cladograms.

Part IV attempts to give a picture of the evolution of the Keroplatidae through space and time by associating the phylogenetic and chorological data with palaeogeography. The section begins with a brief review of the three types of biogeography, the monograph using only one, historical biogeography. The notions of centre of origin, vicariance (here chosen as the general model of speciation) and dispersal are discussed, and remarks are made on the currently competing geological models of evolution of the Earth.

The generalized tracks followed by the Keroplatidae and other Mycetophiloidea, as well as the few other Diptera for which phylogenetic data are available, are shown. They are dated according to the geological data, essentially derived from global plate tectonics. Three main types of generalized tracks are recognized, Gondwanian, trans-Atlantic and trans-Pacific. These tracks are followed by a number of phyla of " nematocerous " Diptera (a paraphyletic group), which implies that these taxa share the same history. The individual tracks followed by monophyletic groups of Keroplatidae are then studied, and attempts are made to retrace the spatial evolution of these groups according to the global tectonic model and the known epicontinental events. The *terminus post quem non* of a number of these groups is ascertained, and the principle of equivalence of age of sister groups allows dating of most of the others. Certain present genera, subgenera, and even species groups of Keroplatidae were presumably already extant as such in the Upper Jurassic. This gives then an idea of the possible keroplatid fauna of the world during the Middle Cretaceous, when the first unquestionable fossil of this family was existing.

Lastly, the trans-Pacific tracks followed by numerous monophyletic groups of keroplatids seem to refute the global tectonics paradigm. Therefore, two of the alternatives to this model are taken into account : the expanding Earth models of Owen and Shields. A series of palaeogeographic maps of the Jurassic are given, upon which are transferred the area cladograms of the taxa involved : most of them are congruent with Shields' map of the expanding Earth in the early Jurassic. While it might not be the purpose of historical biogeography to test geological hypotheses, the trans-Pacific distribution of many Keroplatidae and other groups of plants and animals cannot be explained satisfactorily in the light of the current paradigm : the Palaeotethys and the Eopacific cannot have played the role of impassable barriers they are supposed to have had in the Jurassic.

The data obtained and the hypotheses expressed are examined in the general conclusion. Unresolved problems of homology and apomorphy are pointed out. The necessity for more field work (especially the collection of more larval forms) and faunistic inventories, especially in the tropics, is stressed. The role of fossils in phylogenetic studies is taken into consideration. As regards geophysical data, the trans-Pacific tracks are of vital importance : further collecting should be a source of potential refutation. The dating of a number of lineages leads to consideration of the criterion of absolute age, proposed by Hennig, for the determination of the hierarchic ranks attributed to taxa.

The matrices of the characters used in the phylogenetic analysis of tribes and genera (some of them not necessarily expressed in the cladograms), are given in an appendix. A bibliography comprising more than 600 titles, an index of new taxa, new combinations, etc. and a systematic index are provided.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Avant-propos

Comme beaucoup de familles de Diptères, les Keroplatidae sont encore fort mal connus de nos jours, que ce soit sur le plan morphologique ou sur ceux de la systématique, de la phylogénie et de la biogéographie. Il n'existe dans la littérature aucune monographie consacrée à l'une ou l'autre de ces disciplines, ni pour cette famille ni pour le reste des Mycetophiloidea. Les seuls travaux systématiques menés à l'échelle mondiale remontent au *Genera Insectorum* de Johannsen (1909), qui mentionne tous les genres alors connus, avec une brève diagnose et l'illustration de la nervation alaire, et à la révision générique d'Edwards (1925), dans laquelle les genres extra-européens décrits depuis 1909 ne sont caractérisés que par des couplets introduits dans les clés de détermination. Ce dernier travail a toutefois été complété, pour les Keroplatidae, par une brève note du même auteur (Edwards, 1929c) sur les complexes *Keroplatus* et *Platyura* (= *Orfelia*), où de nombreux sous-genres sont proposés.

En ce qui concerne la phylogénie de la famille, nous ne disposons que d'un nombre restreint d'hypothèses de départ, qui s'échelonnent du début de ce siècle (Meunier, 1904) à un peu plus de son milieu (Tuomikoski, 1966c). Seules les deux plus récentes, celles de Hennig (1954) et de Tuomikoski (*op. cit.*), sont fondées sur les principes de la systématique phylogénétique. Encore n'ont-elles pas été émises par des spécialistes du groupe : elles sont donc loin de résoudre de façon satisfaisante les problèmes de parenté posés par les Keroplatidae.

La biogéographie n'est pas mieux lotie. Le dernier catalogue complet des Keroplatidae remonte au début de ce siècle (Johannsen, 1909) ; il est bien entendu entièrement dépassé. Quant aux catalogues plus récents des régions néarctique (Laffoon, 1965), orientale (Colless & Liepa, 1973), néotropicale (Papavero, 1978), afrotropicale (Matile, 1980b) et paléarctique (Krivosheina & Mamaev, 1988), aucun d'entre eux n'est fondé sur une révision générique de la famille. Toutefois, le catalogue australasien (Matile, 1989b), tient compte des résultats de la présente monographie. Il n'est donc pas possible d'utiliser ensemble ces ouvrages sur le plan de la biogéographie historique, ni même de la simple chorologie, dans la mesure où la définition des genres peut varier de l'un à l'autre. Les articles de biogéographie publiés récemment sont limités aux Mycetophilidae Mycetophilinae (Gagné, 1975, 1978, 1981a) et Mycomyinae (Väisänen, 1984) et, en ce qui concerne les Keroplatidae, à des travaux ponctuels sur la faune des Petites Antilles (Matile, 1982b), celle de quelques représentants australs de la famille (Matile & Goujet, 1981) et celle de Nouvelle-Calédonie (Matile, 1988c).

J'ai déjà publié un certain nombre de notes contenant des descriptions de genres nouveaux, des commentaires systématiques ou des révisions à tendances phylogénétiques (Matile, 1972a ; 1973a, b ; 1974a, b ; 1975c ; 1976a ; 1977a ; 1978a, c ; 1979a, b ; 1980a ; 1981a, b, c ; 1982a, b ; 1984a). Il m'est cependant apparu que si je voulais dépasser le cadre purement descriptif et faunistique, notamment dans le cadre d'une révision des Keroplatidae afrotropicaux que j'avais entreprise, rien ne pouvait être réalisé sans procéder à une révision complète de la famille. Aucune conclusion d'ordre général ne pouvait être atteinte sur les plans phylogénétique et biogéographique tant que les Keroplatidae demeuraient quasi inconnus dans leur morphologie générale, et que leur systématique resterait dans l'état où l'avait laissée Edwards après ses brèves révisions de 1925 et de 1929.

Il fallait commencer par étudier la morphologie des Keroplatidae, au moins aux divers stades de l'espèce-type de chacune des sous-familles reconnues (Arachnocampinae, Macroce-

Source : MNHN, Paris

rinae et Keroplatinae), dans le but de découvrir d'autres caractères que les deux ou trois dizaines utilisées dans les clés et les diagnoses traditionnelles, et de s'assurer dans la mesure du possible que ne seraient comparés par la suite que des caractères homologues. Il fallait aussi distinguer quels caractères étaient particuliers à la famille et aux sous-familles, afin de s'assurer qu'il existait de bonnes raisons de les considérer comme monophylétiques.

Ce travail morphologique devait impérativement être suivi d'une étude systématique mettant en évidence ceux des caractères reconnus qui étaient soumis à variation. Pour ce faire, j'ai entrepris de rassembler le maximum d'espèces appartenant aux Macrocerinae et aux Keroplatinae du groupe *Keroplatus*, comptant aborder par la suite le très riche groupement du complexe *Orfelia*; mais bien qu'ayant renoncé à une révision des quelque 200 espèces du genre *Macrocera*, dont les types se trouvent dispersés dans des dizaines d'institutions, le travail a pris de telles proportions que je me suis vu contraint d'abandonner tout espoir de traiter dans cette monographie les quelque 50 genres du complexe *Orfelia* (considéré ici comme la tribu des *Orfeliini*). L'étude des tendances évolutives de la famille et de sa biogéographie tiendra cependant largement compte de l'expérience acquise sur cette tribu, sur laquelle j'ai publié de nombreuses notes, et dont j'ai eu sous les yeux la quasi-totalité des genres connus.

L'ensemble des données ainsi collectées et des hypothèses phylogénétiques et biogéographiques qu'elles permettaient d'émettre ont été rassemblées dans une thèse soutenue en 1986 (MATILE, 1986b). Quelques résultats acquis ont été publiés depuis (MATILE, 1986c; 1988a, b, c; 1989a), tandis que du matériel nouveau, susceptible de modifier certaines hypothèses, me parvenait. La présente monographie est donc une version corrigée et remise à jour de cette thèse, qu'en quelque sorte elle annule et remplace.

Son but est donc d'étudier la morphologie générale des Keroplatidae à travers les espèces-types de leurs trois sous-familles; de réviser les genres formant les Arachnocampinae, les Macrocerinae et les Keroplatinae *Keroplatini*; d'entreprendre une étude phylogénétique des caractères, mettant en évidence d'une part les tendances évolutives de la famille, d'autre part les relations de parenté entre les espèces, les genres, les tribus et les sous-familles, et de s'assurer que tous ces taxa sont bien monophylétiques; enfin d'utiliser ces résultats pour entreprendre une étude biogéographique du groupe, menée dans une perspective historique. L'ensemble de ces recherches devrait permettre d'élaborer un premier schéma de l'évolution des Keroplatidae dans « l'espace, le temps et la forme » (CROIZAT, 1958, 1964).

GÉNÉRALITÉS

Avant de passer aux quatre parties, morphologique, systématique, phylogénétique et biogéographique, qui font l'essentiel de ce mémoire, on trouvera ci-dessous quelques généralités sur les Mycetophiloidea et les Keroplatidae actuels et fossiles. Il s'agit d'un abrégé de deux de mes travaux précédents (MATILE, 1981a, 1986b), complété de quelques données récentes sur les formes fossiles.

LES MYCETOPHILOIDEA ACTUELS

Les Diptères Orthorrhaphes actuellement classés dans les Mycetophiloidea appartiennent à l'infra-ordre des Bibionomorpha. Celui-ci a été divisé par HENNIG (1973) en deux sections, Bibioniformia, avec l'unique superfamille des Bibionoidea, et Mycetophiliformia, renfermant les Mycetophiloidea, les Scatopsoidea et les Cecidomyioidea. Les Mycetophiliformia sont définis par la réduction du secteur radial et de la base du secteur médian de l'aile et, chez les larves, par la disparition des stigmates métathoraciques.

Au sein des Mycetophiliformia, les Mycetophiloidea peuvent se reconnaître grâce à l'ensemble de caractères suivant (MATILE, 1981a). *Imagos* à thorax voûté et plus ou moins déporté vers l'avant, scutum dépourvu de suture transverse (parfois une faible trace latérale), hanches allongées, toutes plus longues que la moitié de la hauteur des pleures, tibias II et III avec au moins un éperon interne distinct, le plus souvent deux éperons bien développés; nervure costale interrompue vers l'apex de l'aile, pas de cellule

Source : MNHN, Paris

discoïdale, secteur postérieur de la radiale réduit à deux branches (R4 et R5) ou à une seule (R5), nervure M3 absente. *Larves* eucéphales, dépourvues de stigmates métathoraciques, antennes et tentorium réduit.

La très grande majorité des Mycetophiloidea montrent de plus la base du secteur médian (M) réduite à une trace dans la cellule basale, ou le plus souvent entièrement absente et topologiquement comme mécaniquement remplacée par la transverse basale tb (chez les Bibionoidea, au contraire, M est présente et tb en position discale). Si exceptionnellement M est présente (quelques genres de Keroplatidae), il y a alors une fusion radiomédiane, c'est-à-dire que le pétiole de la fourche médiane émane de la section basale du secteur postérieur de la radiale. Les Bolitophilidae et les Keroplatidae du genre *Arachnocampa* font exception à cette règle. Enfin, seuls quelques genres sont dépourvus d'ocelles, tous les autres en possédant deux ou trois.

Ce sont le plus souvent des moucherons de petite taille (en moyenne de 4 à 8 mm), bruns ou noirs, plus ou moins marqués de jaune ou de roux, aux ailes en général hyalines ou faiblement tachées. Leur thorax voûté et leurs hanches allongés leur donnent un aspect caractéristique mais difficile à définir.

Les relations phylogénétiques entre les trois superfamilles qui composent les Mycetophiliformia, de même que celles existant entre les différentes familles de Mycetophiloidea, sont loin d'être encore élucidées. Les caractères énumérés ci-dessus pour définir les Mycetophiloidea appartiennent aussi en partie aux deux autres superfamilles ; d'autres encore sont partagés par les autres Bibionomorpha. Ne restent pour caractériser les Mycetophiloidea, et eux seuls, que l'allongement des hanches et le développement des éperons tibiaux chez les imagos, ainsi que la voûssure du thorax, déporté vers l'avant, comme le suggère HENNIG (1973), et la réduction du tentorium larvaire.

La comparaison « hors-groupe » montre que l'allongement des hanches et des éperons, ainsi que la réduction tentoriale, peuvent être légitimement considérés comme des caractères apomorphes ; ils indiquent la monophylie de la superfamille [1].

Quant aux deux autres superfamilles, les Cecidomyioidea peuvent être tenus comme monophylétiques en raison de la forte réduction de la capsule céphalique et des pièces buccales des larves. Par contre, les Scatopsoidea (Scatopsidae, Synneuridae et Canthyloscelidae), considérés par HENNIG (1973) comme groupe-frère plésiomorphe des Mycetophiloidea + Cecidomyioidea, ne semblent porter aucune autapomorphie. Ce problème ne pourra être résolu que par une étude attentive des autapomorphies énumérées par HUTSON (1977) pour les Canthyloscelidae et les Synneuridae, et par DE SOUZA AMORIM (1982a) pour les Scatopsidae. Celles-ci me paraissent comprendre, outre quelques caractères non exclusifs, un certain nombre de symplésiomorphies.

Tels qu'ils sont conçus dans ce travail, les Mycetophiloidea comprennent les familles suivantes : Ditomyiidae, Diadocidiidae, Keroplatidae, Bolitophilidae, Mycetophilidae, Lygistorrhinidae et Sciaridae. Cette classification, qui sera discutée dans la partie phylogénétique de cette monographie, diffère de celle proposée par HENNIG (1973) et VÄISÄNEN (1984) par le rang familial attribué aux Lygistorrhinidae, inclus par HENNIG dans les Keroplatidae à la suite de TUOMIKOSKI (1966c), et la disparition de la famille des Manotidae de HENNIG, ou des Mycetophilidae Manotinae de VÄISÄNEN, que je propose ici provisoirement, avec TUOMIKOSKI (1966b), de considérer comme des représentants hautement apomorphes des Leiinae, ayant rang de tribu, celle des *Manotini*. Quant aux Baeonotidae, provisoirement placés par HENNIG dans les Mycetophiloidea, ils ont été classés par GAGNÉ (1981b) dans les Cecidomyiidae, où ils forment la tribu des *Baeonotini*, appartenant aux Lestremiinae. Rappelons que beaucoup d'auteurs, notamment anglophones, ne distinguent dans la superfamille que les Mycetophilidae et les Sciaridae [2].

En règle générale, les larves des Mycetophiloidea sont plus ou moins étroitement inféodées aux

1. Certains Mycetophiloidea (les Sciaridae et quelques Keroplatidae) présentent des éperons petits ou très petits ; il s'agit probablement là d'une régression, et non de la persistance d'un état plésiomorphe (voir analyse des caractères, A.3.3.3).
2. Peut-être, comme le suggère malicieusement VOCKEROTH (1981) pour que les chercheurs traitant les Mycetophilidae puissent ignorer les Sciaridae, dont la systématique, tant générique que spécifique, est entièrement à revoir.

Source : MNHN, Paris

carpophores des champignons supérieurs, soit qu'elles tissent une toile sous l'hyménium pour recueillir des spores, soit qu'elles vivent dans les tissus mêmes. Les espèces qui vivent dans le bois pourri s'y nourrissent probablement de mycélium. La plupart des larves de Sciaridae, cependant, vivent dans la litière, où elles sont saprophages, coprophages ou nécrophages. Schématiquement, les larves des autres familles (celles des Lygistorrhinidae demeurent inconnues) se répartissent ainsi :

Ditomyiidae : bois mort et polypores ligneux.
Diadocidiidae : bois mort et polypores encroûtants.
Keroplatidae : polypores ligneux et encroûtants.
Bolitophilidae et Mycetophilidae : polypores et agaricales.

Peu d'espèces vivant dans les carpophores sont véritablement monophages ou polyphages : la plupart montrent une spécificité au niveau des genres ou des familles de champignons (voir notamment CHANDLER, 1978b, pour les espèces britanniques, et HACKMAN & MEINANDER, 1979, pour les espèces finlandaises).

Il existe nombre de déviations à ce régime généralisé : certains Keroplatidae (voir plus loin) et Mycetophilidae Mycomyinae (probablement aussi des Leiinae) sont prédateurs et tuent leurs proies au moyen de l'acide oxalique contenu dans leurs glandes salivaires, et parsemé en gouttelettes sur leurs toiles. Certains Mycetophilidae se développent dans les mousses et les hépatiques, d'autres se nourrissent du mycélium du bois pourri et s'abritent sous une coque formée de leurs propres déjections.

En région tempérée, les imagos fréquentent de préférence les endroits humides et ombragés, où l'on peut parfois les rencontrer par milliers : bords de torrents, pieds de falaises, entrées des grottes et carrières, arbres creux, etc. Le vol est lent, apparemment surtout crépusculaire ou nocturne. Ils sont le plus souvent fréquents en automne, mais on peut en rencontrer presque toute l'année. L'hivernation, lorsqu'elle est imaginale, a généralement lieu dans les cavités souterraines, les tiges et les arbres creux, etc. Il semble que beaucoup d'espèces hivernent à l'état larvaire.

Sous les tropiques, les Mycetophiloidea sont évidemment beaucoup plus abondants en saison des pluies. À cette saison, et contrairement à ce que l'on a vu plus haut, les imagos ne se rassemblent pas en nombre dans les milieux favorables ; ils sont beaucoup plus dispersés, et le fauchage au filet est alors beaucoup moins rentable que la pose d'un piége de Malaise.

En tout état de cause, les données actuellement disponibles sur la biologie et l'écologie des Mycetophiloidea sont tout à fait fragmentaires et laissent la place à tout un domaine d'investigations.

LES MYCETOPHILOIDEA FOSSILES

J'ai déjà résumé (MATILE, 1981a) l'état des recherches sur les Mycetophiloidea fossiles, telles qu'elles ressortaient des travaux de ROHDENDORF (notamment 1938, 1946, 1962, 1964, 1974) et des commentaires de HENNIG (1954) à leur sujet. Rappelons que les fossiles les plus anciens rapportés à la superfamille l'ont été par ROHDENDORF. Il s'agit des Pleciofungivoridae (Jurassique inférieur à supérieur), des Archizelmiridae, Fungivoriidae, Tipuloplecidae et Sinemediidae (tous du Jurassique moyen) et des Palaeoplecidae (Jurassique supérieur). ROHDENDORF fait donc remonter l'origine des Mycetophiloidea au Trias ; comme les Mycetophiloidea de l'ambre de la Baltique (fin Éocène-début Oligocène) sont tout à fait semblables, même génériquement, à ceux de la faune actuelle, il assigne aux groupes récents une origine jurassique, ou au plus tard crétacée.

Après analyse de ses travaux, HENNIG admet l'existence de représentants de la section Mycetophiliformia, et même des Mycetophiloidea, dès le Jurassique. Pour lui, dès cette époque, il y avait déjà des formes très proches des Diadocidiidae, ou encore du petit groupe, de position systématique encore incertaine de nos jours, formé par le genre *Heterotricha* Loew (Tertiaire et actuel) et quelques genres affines ; ce sont des Pleciofungivoridae et des Fungivoritidae de la sous-famille des Mesosciophilinae. D'autres membres de ces deux taxa appartiennent aussi aux Mycetophiloidea, et pourraient représenter un groupe-frère éteint des Sciaridae + Mycetophilidae.

Les travaux de ROHDENDORF comme l'analyse de HENNIG ne portaient que sur la nervation alaire, et nous ne disposions donc pas jusqu'ici de données sur la longueur des hanches et d'éventuels éperons tibiaux, les seules auta-

Source : MNHN, Paris

pomorphies imaginales des Mycetophiloidea, comme on l'a vu plus haut. Fort heureusement, un travail plus récent sur les Diptères du Jurassique sibérien (KALUGINA & KOVALEV, 1985) prend en compte davantage de caractères. Les auteurs y décrivent avec beaucoup de soin des Protopleciidae, de nombreux Pleciofungiviroidae et un Mesosciophilidae (ils élèvent cette sous-famille de ROHDENDORF au niveau familial). Ce travail ne remet pas en cause, du moins dans leurs grandes lignes, ceux de ROHDENDORF, et confirme les déductions de HENNIG. Ces fossiles ont déjà les hanches allongées, et les éperons tibiaux sont aussi longs, ou un peu plus longs, que la largeur apicale des tibias ; l'insertion de l'abdomen sur le thorax est large, comme chez les Sciaridae actuels.

Plusieurs sous-groupes de Mycetophiloidea existaient donc sans aucun doute au plus tard au Jurassique inférieur, il y a plus de 160 millions d'années, et ces formes étaient bien développées au Jurassique moyen, qui nous a livré de nombreux fossiles.

En ce qui concerne le Crétacé, aucun fossile n'était connu avant que SCHLÜTER (1978) ne révèle l'existence d'une espèce de Mycetophiloidea dans l'ambre cénomanien de l'ouest de la France (Crétacé moyen). J'ai pu attribuer ce fossile aux Keroplatidae et l'ai décrit sous le nom de *Schlueterimyia cenomanica* (MATILE, 1981a). Par la suite, KOVALEV (1986) a fait connaître des Mycetophiloidea indubitables du Crétacé inférieur de Mongolie et de Transbaïkalie, ainsi que du Crétacé supérieur de Magadansk. Il s'agit du genre *Mangas* et de formes voisines, que KOVALEV attribue aux Bolitophilidae, et pour lesquels il propose d'ériger la sous-famille des Mangasinae. La nervation alaire d'un Mangasinae du Néocomien de Transbaïkalie, non formellement nommé, me semble surtout proche, sur le plan de la similitude générale, du groupe de genres rassemblés autour d'*Heterotricha*. Il conviendrait donc de revoir l'attribution des Mangasinae aux Bolitophilidae, et d'étudier les relations phylogénétiques qu'ils pourraient avoir avec le groupe *Heterotricha*, ainsi qu'avec les Pleciofungiviroidae, les Pleciomimidae et les Mesosciophilidae du Jurassique.

Des Keroplatidae, des Mycetophilidae et des Sciaridae sont connus de l'ambre éocène de Chine (HONG *et al.*, 1974 ; HONG, 1981), et la faune éocène-oligocène de l'ambre balte montre que toutes les familles actuelles, et de nombreux genres, étaient établis à cette époque.

LES KEROPLATIDAE ACTUELS

Cette famille représente les Zelmiridae (= Keroplatidae) et les Macroceridae de HENNIG (1954), les Keroplatidae moins les Lygistorrhinidae du même auteur (1973). J'ai proposé de la diviser en trois sous-familles, Arachnocampinae, Macrocerinae et Keroplatinae, la première représentant le groupe-frère des deux autres (MATILE, 1981a). Les Macrocerinae seront divisés ici en deux tribus, *Macrocerini* et *Robsonomyiini*, de même que les Keroplatinae en *Keroplatini* et *Orfeliini*. L'histoire taxinomique des trois sous-familles sera retracée dans l'introduction systématique à chacune d'entre elles.

Les Keroplatidae peuvent se définir comme des Mycetophiloidea possédant sur l'aile une fusion radiomédiane, et donc pas de transverse antérieure, une nervure R4 courte (atteignant moins de la moitié de R5) ou exceptionnellement absente, et une sous-costale distincte. J'ai suggéré d'ajouter à cette diagnose l' « apneustisme » des larves, éventuellement la présence d'acide oxalique dans leur salive. Ces caractères, avec leurs exceptions, sont brièvement commentés *in* MATILE (1981a), et seront étudiés, avec d'autres, dans le chapitre consacré à la monophylie de la famille.

Présent travail inclus, les Keroplatidae actuels comprennent quelque 800 espèces réparties en 80 genres, mais j'ai sous les yeux de très nombreuses espèces et une douzaine de genres encore inédits appartenant à la tribu des *Orfeliini*, non traitée ici. Les Arachnocampinae ne comprennent que le genre-type, *Arachnocampa*, divisé en deux sous-genres comptant chacun deux espèces. Tels qu'ils sont révisés ici, les Macrocerinae se répartissent en douze genres et 216 espèces, dont 186 pour les seuls *Macrocera*. Les Keroplatidae *Keroplatini* sont formés de 18 genres et de 136 espèces, le reste de la sous-famille constituant les *Orfelini*.

On a vu plus haut qu'en dehors des Sciaridae, la plupart des larves de Mycetophiloidea sont inféodées aux Champignons supérieurs, dont elles dévorent les carpophores. En ce qui concerne les Keroplatidae, aucune des larves connues ne se développe *à l'intérieur* des champi-

Source : MNHN, Paris

gnons, et toutes, sauf celles du genre *Planarivora* (*Orfelini*), tissent une toile qui leur sert soit à capturer de petites proies vivantes, soit à récolter des spores. Certaines ont un régime mixte, les larves jeunes étant microphages et les larves âgées prédatrices (*cf.* p. 168), ou bien pratiquent à l'occasion le cannibalisme (p. 129, 203).

Les toiles des Keroplatidae sont généralement construites sous le bois mort en voie de décomposition, surtout lorsqu'il est envahi de Polypores encroûtants, ou sous les carpophores des champignons pérennes (Polyporaceae). Toutes ces larves sont hygrophiles et lucifuges. Beaucoup d'entre elles doivent échapper aux conditions extérieures en colonisant des milieux cryptiques ; comme en plus elles ont peut-être une activité nocturne, ainsi que SANTINI (1982) l'a mis en évidence pour *Keroplatus tipuloides* Bosc, on comprend aisément le grand nombre d'espèces dont les premiers stades demeurent inconnus. Quelques-uns de ces microbiotopes ont été découverts, plus ou moins par hasard : galeries de vers de terre en Nouvelle-Zélande (*Orfelia s. l.*, HUTSON, *comm. pers.*, publiée *in* MATILE, 1979c), termitière abandonnée en République Centrafricaine (*Macrocera*, MATILE, 1979c), tige de riz brisée en Côte d'Ivoire (larve indéterminée, COUTURIER, *comm. pers.*), pierres profondément enfoncées à Crozet (*Macrocera crozetensis* Colless, DAVIES, *comm. pers.*). Plusieurs espèces tissent leurs toiles dans les grottes et cavités artificielles (*Arachnocampa, Macrocera, Neoditomyia* ; voir MATILE, 1970b), mais ces mêmes espèces se rencontrent aussi dans le milieu épigé si les conditions hygrométriques le permettent (taux d'humidité voisin de la saturation). La larve de *Xenoplatyura beaveri* Matile tisse une toile à l'ouverture des urnes de népenthès et capture à la fois les insectes attirés par la plante et ceux qui émergent du liquide contenu dans l'urne (BEAVER, 1979 ; MATILE, 1979c).

Le Keroplatidae qui s'écarte le plus du mode de vie général est le *Planarivora insignis* Hickman, de Tasmanie, dont la larve est endoparasite de planaires terrestres du genre *Geoplana*. Cette larve n'a plus que deux stades (quatre, exceptionnellement cinq, chez les Mycetophiloidea). La larve néonate, munie de puissantes mandibules et d'épines prothoraciques en crochets, pénètre activement la planaire, à l'intérieur de laquelle elle connaîtra une lente croissance, d'une durée d'environ huit mois ; au contraire, le deuxième stade croît rapidement aux dépens des tissus de son hôte, qu'il finit par tuer. La seule toile construite par cette espèce est celle destinée à protéger la nymphe, la nymphose s'effectuant en dehors de l'hôte, dans une anfractuosité du sol (HICKMAN, 1965).

Les toiles des Keroplatidae prédateurs sont constituées d'une piste centrale étroite, dans laquelle se tient la larve, et d'un réseau de filaments entrecroisés, plus ou moins dense, parsemé de gouttelettes d'une sécrétion, toxique en raison de l'acide oxalique qu'elle contient (BUSTON *in* MANSBRIDGE, 1933), qui tue les proies qui s'y engluent. Les toiles des espèces sporophages telles que les *Keroplatus* comprennent en général une piste centrale plus large, qui forme une « nappe de récolte », la larve ingérant à la fois son mucus et les spores qui y sont tombées ; ces toiles renferment elles aussi de l'acide oxalique, mais en concentration plus faible. Les toiles de larves à régime mixte sont intermédiaires entre ces deux types.

Les toiles de chasse des prédateurs sont le plus souvent de forme irrégulière, adaptée au substrat (voir p. 170 au sujet des *Macrocera* cavernicoles et épigés). Cependant, quelques espèces tissent des réseaux linéaires de filaments-pièges régulièrement disposés, comme ceux d'*Arachnocampa* (fig. 249) ou de *Neoditomyia* (STÜRM, 1973 ; JACKSON, 1974). La larve à réseau extrêmement régulier, long d'une soixantaine de centimètres, signalée par COOK (1913) d'une grotte du Guatemala appartient presque certainement à ce dernier genre (MATILE, 1970b).

Enfin, un certain nombre de larves de Keroplatidae, parfois même les imagos, sont lumineuses. Elles appartiennent aux genres *Arachnocampa*, *Keroplatus* et *Neoplatyura* (*Orfelini*). Les organes lumineux en cause sont divers : tubes de Malpighi modifiés chez *Arachnocampa*, cellules particulières du corps gras chez *Keroplatus*, « corps noirs » insérés sur une fibre musculaire chez *Neoplatyura fultoni* Fisher (BASSOT, 1978).

La nymphose des Keroplatidae a lieu dans un cocon tissé par la larve, auquel s'ajoute une toile spéciale de protection, plus ou moins structurée (fig. 570 ; C4, p. 477). Après l'éclosion, les adultes demeurent plusieurs jours à l'abri de leur cocon.

Les femelles semblent eurygames ; en tout cas, s'il est relativement facile d'obtenir des adultes à partir de larves suffisamment âgées, les accouple-

Source : MNHN, Paris

ments sont extrêmement rares en élevage et personne, á ma connaissance, n'a obtenu de pontes fertiles. Comme leurs larves, les imagos sont hygrophiles et lucifuges ; ce sont au premier chef des insectes de forêt humide, encore que certaines espéces fréquentent les forêts tempérées sèches. La faune kéroplatidienne des forêts tropicales est infiniment plus variée que celle des forêts tempérées ou froides, sauf semble-t-il en ce qui concerne le genre *Macrocera*.

Certaines espéces (surtout *Xenoplatyura*, tropical) se prennent á la lumière des maisons ou au piége UV ; la rareté des captures au filet par rapport á celles obtenues au piége de Malaise laisse á penser que les adultes, comme les larves, ont une activité crépusculaire ou nocturne. Dans la journée, on les capture par fauchage léger dans les endroits humides et obscurs, comme la majorité des autres Mycetophiloidea : rives encaissées des torrents, bords de chemins creux, éboulis de rochers, trous d'arbres, pieds de falaises, etc. Une espéce est cependant connue pour voler parfois en pleine lumière et en grand nombre : *Platyura fasciata* Meigen, observée á plusieurs reprises en « essaims » mixtes (mâles et femelles), á 20 ou 30 centimétres au-dessus de sentiers forestiers (MEUNIER & MATILE, RICHET, obs. non publiées).

Les Keroplatidae sont répandus dans les régions forestiéres du monde entier avec, on l'a dit, une nette prédominance tropicale. Certaines espéces prédatrices se sont cependant affranchies de la forêt, comme les cavernicoles ; cette localisation représente toutefois trés probablement davantage un refuge consécutif á un retrait de la couverture végétale que la colonisation d'une place vide (MATILE, 1970a, b ; 1982b). D'autres espéces, principalement des *Macrocera*, supportent des températures relativement basses et vivent dans l'extrême nord de l'Europe, de l'Amérique et de l'Asie, comme á la pointe sud du continent américain ; une espéce est connue de Crozet (voir p. 170).

Les Keroplatidae fossiles

Le Keroplatidae le plus ancien connu remonte au Crétacé moyen ; il s'agit de *Schlueterinyia cenomanica* Matile, du Cénomanien de France, dont j'ai pu démontrer qu'il appartenait aux Macrocerinae (MATILE, 1981a). L'unique exemplaire de cette espéce se trouve réduit á sa moitié postérieure, et il est donc impossible de vérifier s'il possédait bien deux des quatre autapomorphies imaginales des Macrocerinae (*cf.* p. 479), la présence d'un sclérite cérébral et la longueur des hanches antérieures, mais il possédait les deux autres, la perte de la plupart des macrochétes tibiaux et celle des peignes tibiaux postérieurs. Son inclusion dans la sous-famille semble donc justifiée, mais les parties manquantes ne permettent pas de l'affecter á l'une ou l'autre de ses deux tribus ; il sera donc attribué á un plésion, c'est-á-dire un nom de valeur hiérarchique indéterminée appliqué á un groupe fossile monophylétique introduit dans une classification fondée sur des groupes actuels (PATTERSON & ROSEN, 1977).

HONG (*in* HONG, YANG, WANG *et al.*, 1974) a décrit de l'ambre éocéne de Fushun (Chine, province de Liaoning) un *Macrocera melanopoda* dont les figures données permettent de douter de son appartenance non seulement aux *Macrocera*, mais même aux Mycetophiloidea. En effet, la nervure costale est représentée entourant toute l'aile [3] ; la présence de cette costale complète, de hanches allongées, d'une nervure R4, d'ocelles, d'éperons tibiaux et d'antennes multiarticulées, empêchent de classer cette espéce dans l'une des familles actuelles de Diptéres.

HONG (1981) a également décrit des mêmes couches éocénes *Platyura noda*, dont l'appartenance aux *Orfeliini*, sinon aux *Platyura* ou aux *Orfelia*, ne semble pas faire de doute. L'aspect noduleux de certains flagellomères antennaires, qui a valu son nom á l'espéce, provient certainement d'un éclatement *post mortem* tel que l'on peut parfois en observer aprés un traitement á la potasse trop brutal, mais *P. noda* posséde cependant de fortes apomorphies : réduction á 12 du nombre de flagelloméres antennaires (*cf.* analyse des caractéres, A.1.9.3), briéveté de la premiére nervure radiale (A.4.5.6) et de l'anale (A.4.5.17) ainsi que, si l'on en juge par la figure d'ensemble, prolongement du médiotergite trés en arriére du scutellum (A.2.2.3). Le genre australien *Antriadophila* posséde ces apomorphies en commun

3. Ceci pourrait être interprété comme une erreur de dessin (ainsi, le tarse est représenté avec six articles), si les figures d'*Eosciophila* et de *Lycoria* du même travail ne montraient distinctement l'interruption de la costale á l'apex de l'aile.

Source : MNHN, Paris

avec *P. noda*. Il en diffère par les microchètes tibiaux disposés en rangées régulières, les nervures postérieures nues et la sous-costale réduite. L'espèce éocène pourrait donc se situer près d'*Antriadophila*, bien que ce dernier soit nettement plus apomorphe. Je n'ai malheureusement pu examiner le fossile chinois.

Le genre *Kelneria* a été décrit de l'ambre de la Baltique (fin Éocène-début Oligocène) et paraît aujourd'hui éteint (MATILE, 1979a). Il appartient sans aucun doute aux Macrocerinae, comme le montre la présence d'un sclérite cérébral ; il sera donc étudié dans la présente monographie. D'autres genres de Keroplatidae sont connus de l'ambre de la Baltique et de sédiments de l'Oligocène supérieur, et persistent encore dans la faune holarctique actuelle. Ce sont *Macrocera* et *Hesperodes* pour les Macrocerinae, *Palaeoplatyura, Asindulum* et des membres du complexe *Orfelia* pour les Keroplatinae *Orfeliini*. SCHMALFUSS (1979) a décrit un *Proceroplatus* de l'ambre oligocène de la Dominique ; celui-ci montre tous les caractères des représentants actuels du genre. Aucun *Keroplatini* n'est jusqu'ici connu à l'état fossile, *« Keroplatus » major* Meunier, de l'ambre balte, ne pouvant appartenir à cette tribu en raison de ses palpes pluriarticulés (*cf.* p. 189).

Enfin MELANDER (1949) a fait connaître *Proapemon infernus* du Miocène du Colorado. J'ai pu examiner ce fossile et j'ai déjà abordé le problème de sa position systématique (MATILE, 1981a). L'espèce appartient aux Keroplatinae, et je la classe aujourd'hui dans les *Orfeliini* en raison de ses palpes au moins triarticulés. Le genre se distingue notamment par la perte des macrochètes des flagellomères antennaires ; ce caractère sans aucun doute apomorphe (analyse des caractères, A.1.9.3) existe chez trois autres genres d'*Orfeliini* : *Platyura* (holarctique), *Nicholsonomyia* (australien) et un genre néotropical inédit. Ces taxa, ou l'un d'entre eux, forment peut-être un groupe de parenté avec *Proapemon*. La diagnose de MELANDER indique en outre que le pédicelle antennaire est cylindrique, environ quatre fois plus long que son diamètre, état de caractère qui serait tout à fait exceptionnel (A.1.9.2) ; c'est une erreur d'observation : il s'agit en réalité de l'extrémité de l'un des tibias antérieurs, qui recouvre la base de l'antenne.

En conclusion, les données paléontologiques établissent qu'il existait en Europe occidentale, il y a environ 100 millions d'années, des Macrocerinae peu différents des représentants actuels de cette sous-famille. Ces *Schlueterimyia* présentaient certaines apomorphies que ne partagent pas tous les Macrocerinae modernes : position de R4 à proximité de R1 (A.4.5.8) et rupture basale de M4 (A.4.5.14) ; ils ne peuvent donc en représenter une forme ancestrale. Par ailleurs, un certain nombre de Macrocerinae et d'*Orfelini* vivaient dans l'Holarctis dès la fin de l'Éocène. Trois d'entre eux, *Kelneria, Proapemon* et *« Platyura » noda* ont disparu, mais se situent sans difficultés majeures auprès de genres récents. Les autres se classent sans ambiguïté dans les genres actuels, qui persistent donc inchangés depuis au moins 40 millions d'années. J'ai montré en outre qu'une espèce de l'ambre balte, *Hesperodes concinnus* (Meunier), était si proche de l'espèce nord-américaine actuelle *Hesperodes johnsoni* Coquillett que l'on pouvait suspecter entre elles des relations d'espèces-sœurs (MATILE, 1980a).

La paléontologie comme la biogéographie historique permettaient d'assigner aux Keroplatidae un âge minimum remontant au Crétacé inférieur, voire au Jurassique supérieur, et j'ai suggéré de dater l'ancêtre commun de cette famille du Jurassique moyen (MATILE, 1981a). On verra dans la Partie biogéographique du présent travail que cet âge doit vraisemblablement être repoussé au Jurassique inférieur.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le présent travail est fondé en grande partie sur les collections de Keroplatidae du Muséum national d'Histoire naturelle, au départ principalement européennes. Diverses missions m'ont permis d'y ajouter de nombreuses espèces exotiques, surtout afrotropicales : Cameroun et République Centrafricaine (1967, 1970), Fernando-Poo (1970), Archipel des Comores, Réunion et Ile Maurice (1973-1974), République populaire du Congo (1975). Il faut y ajouter ma participation à l'Expédition entomologique France-Iran (1965) et à la Mission Muséum-Antilles (1977), ainsi qu'un voyage en Nouvelle-Calédonie (1983).

Les collections de Keroplatidae du Muséum

Source : MNHN, Paris

ont été enrichies également depuis 1970 par les récoltes de divers chercheurs du Muséum, du CNRS et de l'ORSTOM. Ce matériel provient lui aussi en majeure partie de la région afrotropicale : Gabon (M. DONSKOFF et J. LEBRETON ; J. LEGRAND), Cameroun (L. TSACAS ; L. TSACAS et D. LACHAISE, RCP 318 du CNRS), Côte d'Ivoire (G. COUTURIER ; D. LACHAISE), Sénégal (G. COUTURIER ; J. ÉTIENNE ; B. SIGWALT et D. PLUOT-SIGWALT), Congo (P. CARNEVALE ; L. TROUILLET), Kenya (D. LACHAISE), Comores (L. TSACAS) et Séchelles (L. TSACAS). En ce qui concerne la région néotropicale : Guadeloupe (J.-J. MENIER ; J. BOUDINOT), Guyane (N. DEGALLIER ; J. CLAUSTRE), Brésil (M. BOULARD), Pérou et Nicaragua (Chr. AMÉDÉGNATO et S. POULAIN). Les premiers Mycetophiloidea connus de Nouvelle-Calédonie ont été envoyés au Muséum par J. CHAZEAU ; après ma propre mission de 1983, les connaissances sur la faune de cet archipel ont été grandement accrues par les récoltes au piège de Malaise de A. et S. TILLIER, Ph. BOUCHET et J.-Chr. BALOUET (1985) ; depuis, le déroulement de l'Action spécifique du Muséum, « Évolution et Vicariance en Nouvelle-Calédonie » et du programme ORSTOM, « Caractérisation faunistique des forêts et maquis non anthropisés de Nouvelle-Calédonie » a rapporté un matériel très considérable, récolté par J. BOUDINOT et surtout L. BONNET DE LARBOGNE, J. CHAZEAU et A. et S. TILLIER.

Cette monographie serait cependant restée très incomplète si je n'avais pu bénéficier de la communication des collections, déterminées ou non, du British Museum (Nat. Hist.), comprenant notamment presque tous les types d'EDWARDS et presque les seuls spécimens connus de la région orientale, de l'U.S. National Museum et de la Canadian National Collection (surtout régions néarctique et néotropicale), ainsi que de l'intégralité des Keroplatidae néotropicaux de la collection LANE, déposée au Musée de Zoologie de São Paulo ; des collections afrotropicales du Musée de Tervuren et de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, et des récoltes au Nigeria de J. DEEMING et J. T. MEDLER ; des collections sud-africaines et malgaches du Musée du Natal, cinghalaises du Musée de Lund, de celles du Sulawesi (*Project Wallace*), conservées au National Museum of Wales ; des collections australiennes de l'Australian National Insect Collection, néo-guinéennes et néo-calédoniennes du Bishop Museum. Enfin, j'ai obtenu des échantillons variés, et surtout la communication d'holotypes, grâce à quantité de responsables de collections, qui seront énumérés dans les « remerciements » à la fin du présent travail.

Je crois avoir bénéficié ainsi d'une bonne vision d'ensemble des faunes kéroplatidiennes paléarctique, néarctique, afrotropicale et néotropicale. En ce qui concerne les taxa étudiés ici, Arachnocampinae, Macrocerinae et Keroplatinae *Keroplatini*, j'ai pu examiner en effet la plupart des espèces décrites, le plus souvent y compris les holotypes ; je n'ai cependant vu qu'environ la moitié des espèces composant le genre *Macrocera*. Par contre il est certain que nous n'avons qu'un tableau fragmentaire des faunes orientale, australasienne et océanienne, sur lesquelles un gros effort reste à accomplir ; la multiplication des pièges de Malaise permet ici un certain optimisme pour l'avenir. D'autres mèneront sans nul doute des recherches ultérieures qui révéleront à quel point la monographie présentée aujourd'hui est incomplète : elle n'a pas l'ambition d'être autre chose qu'un point de départ.

Les imagos des Keroplatidae se préparent suivant les mêmes méthodes que la plupart des autres Diptères (voir par exemple l'excellente mise au point *in* STUBBS & CHANDLER, 1978). Je me bornerai à dire ici que pour des raisons de facilité de manipulation comme de bonne conservation, il est préférable de disposer d'exemplaires montés à sec, soit sur minutie, soit collés latéralement sur une pointe de bristol. Le matériel récolté en milieu liquide par divers pièges a donc été préparé par la méthode de SABROSKY (1966), le cellosolve étant remplacé par l'éther monoéthylique de l'éthylène-glycol.

Les genitalia mâles doivent impérativement être étudiés après éclaircissage à la potasse à 10 %, éventuellement avec coloration au noir chlorazol (CARAYON, 1969) pour les structures fines ; ils sont examinés dans la glycérine ou la gélatine glycérinée. Il est de beaucoup préférable de les conserver dans des microtubes contenant de la glycérine et fixés sur l'épingle même de l'insecte, plutôt que d'en faire des préparations microscopiques définitives ; il demeure ainsi toujours possible de mener plus loin une dissection, ou de dessiner d'autres structures.

Les dissections se font sous la loupe binoculaire. Elles n'ont besoin d'être poussées que pour

Source : MNHN, Paris

étudier le phallosome. Dans ce but, il faut dissocier le tergite IX du synsclérite gonocoxal en dilacérant délicatement la membrane qui relie les deux pièces ; on obtient alors une vue dorsale. Une brève coloration au noir chlorazol permet ensuite de distinguer les apodèmes et les membranes à rompre pour extraire l'organe entier ; il est bon de surcolorer celui-ci après étude, de façon à le retrouver rapidement, si besoin, dans le microtube à genitalia. La tête et le thorax s'étudient de la même façon. Les genitalia femelles, souvent invaginés, exigent davantage de précautions : il faut colorer, éventuellement retraiter à la potasse, au fur et à mesure que progresse la dissection.

En ce qui concerne les larves, les capsules céphaliques sont également éclaircies à la potasse à 10 %. Lorsqu'elles sont fortement pigmentées, il peut être nécessaire de recourir à l'eau oxygénée à 30 volumes. Les colorations ont parfois été faites au carmin boracique, mais le plus souvent au noir chlorazol ; cette technique donne chez les larves des résultats remarquables.

On notera que les dissections de larves doivent être effectuées avec un soin particulier si l'on veut mettre en évidence la totalité des organes de la tête, et en particulier le tentorium. Tout effort de traction sur la capsule céphalique elle-même aboutira probablement à la rupture du pont tentorial postérieur, et immanquablement à celle des bras tentoriaux antérieurs, qui ont pour cette raison échappé jusqu'ici à tous les chercheurs. Que ce soit pour une dissection-coloration classique ou pour l'examen au microscope électronique à balayage, il convient d'ouvrir la larve par la face ventrale du thorax, bien en arrière de la tête : le métathorax est le mieux. Progresser ensuite très délicatement, au moyen de micro-aiguilles ou d'un éclat de lame de rasoir emmanché, jusqu'à la membrane collaire, en ne prenant appui que sur la cuticule thoracique. La membrane collaire doit être complètement détachée de la tête si l'on veut observer les structures postoccipitales dorsales, entièrement transparentes, et qui sans cela ne prendraient pas le colorant.

Pour l'étude du thorax et de l'abdomen, il faut au contraire ouvrir par la face dorsale, les faces latérales et ventrale portant les structures les plus intéressantes (stigmates, zones spinuleuses et écailleuses, sensilles). L'incision se fera sur toute la longueur de la larve et servira ainsi à marquer la ligne sagittale dorsale, puisque les segments devront ensuite être découpés en morceaux de taille appropriée au porte-objet du microscope à balayage.

L'interprétation des différentes régions cuticulaires est souvent facilitée par un recours à l'anatomie interne. Pour la dissection des larves, fixées au Bouin ou à l'AFT (CARAYON, 1969), ou vivantes et dans ce cas anesthésiées à l'éther sulfurique, l'utilisation du simple bleu de méthylène, projeté à la pipette comme le noir chlorazol, est extrêmement satisfaisante. Comme ce colorant est très peu pénétrant, la dissection peut se faire plan par plan, les organes apparaissant d'autant plus bleus qu'ils sont superficiels. Se détachant sur la masse plus profonde, pas encore colorée, ils peuvent être dessinés et enlevés en toute connaissance de cause ; comme avec le noir chlorazol, les zones plus intéressantes peuvent être surcolorées. Le bleu de méthylène présente en outre l'avantage de se fixer fortement sur les corps gras, si gênants au cours d'une dissection, et qui deviennent presque noirs, donc faciles à éliminer. Noir chlorazol et bleu de méthylène peuvent être employés sur la même pièce. Cependant, ces deux colorants sont fugaces, surtout le dernier, et les montages définitifs entre lame et lamelle ont été colorés au carmin ou au Van Gieson.

Des coupes histologiques à 7 et 10 microns ont également été réalisées, et colorées à l'hémalun-éosine, au trichromique hématoxyline-éosine-fast Green et au trichromique de Masson modifié au bleu d'aniline, cette dernière coloration étant particulièrement utile à l'étude des structures cuticulaires fines. Le microscope électronique à balayage a également été utilisé pour l'étude de celles-ci.

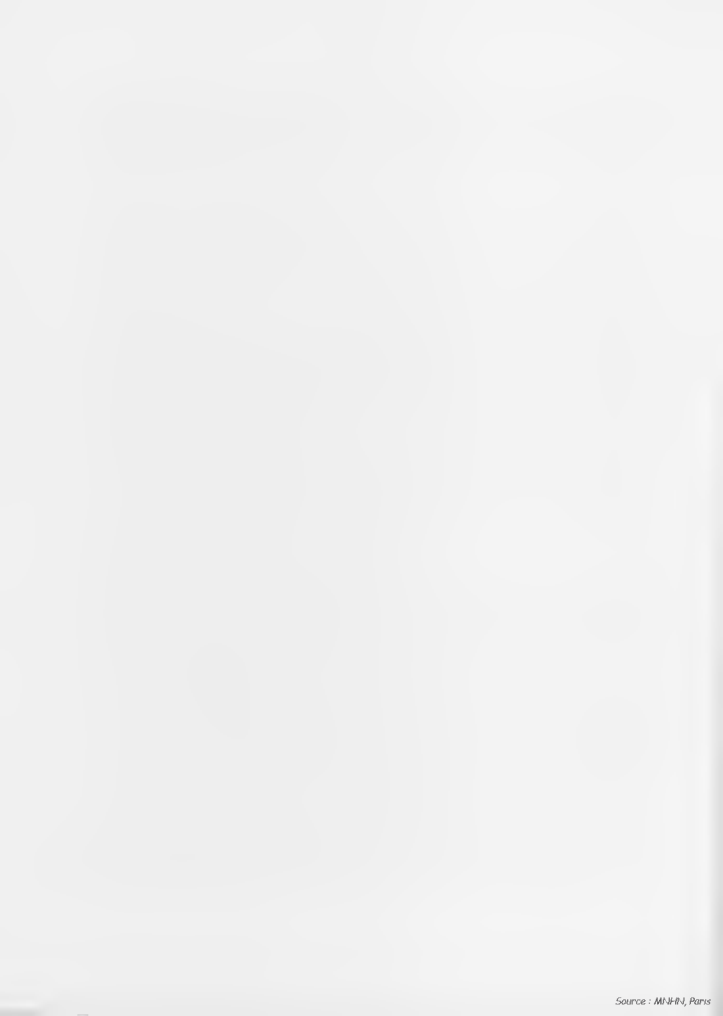
Les dessins ont été mis en place à la chambre claire et exécutés sur carte à gratter ou sur calque. La différence dans la sûreté et la finesse du trait mettra aisément en évidence ceux qui ont été réalisés par l'auteur et ceux qui sont dûs au grand talent de M. G. HODEBERT, qui en a réalisé près des deux tiers.

Les dimensions des ailes (arrondies au dixième de mm) et les rapports de longueur des différents organes ont été mesurés à l'aide d'un micromètre oculaire et d'un micromètre objectif.

Source : MNHN, Paris

ÉLÉMENTS DE MORPHOLOGIE

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

La morphologie cuticulaire est la clé de toute étude systématique et phylogénétique des Insectes. Le squelette externe de ceux-ci représente une véritable banque de données où sont inscrits littéralement des centaines de caractères rapidement accessibles par simple examen microscopique. Dans l'état actuel de nos connaissances sur les Mycetophiloidea, et même en supposant qu'un matériel vivant aussi nombreux que varié soit disponible, je doute fort qu'il existe un autre moyen d'étude susceptible, et de loin, de fournir autant de données.

La morphologie cuticulaire des Mycetophiloidea en général, et des Keroplatidae en particulier, n'a fait l'objet que d'un nombre restreint de travaux, en dehors de brefs paragraphes à vocation systématique parfois démarqués les uns sur les autres ; quelques monographies ont cependant été consacrées à tel ou tel organe imaginal ou larvaire. Plus rares encore sont les publications de morphologie comparée. On trouvera ces références en leur lieu et place dans cette Première Partie.

Il ne s'agit pas ici de présenter une étude exhaustive de la morphologie cuticulaire des Keroplatidae, mais de définir des caractères, des homologies, une nomenclature, dont la majeure partie sera utile par la suite à des *comparaisons*, systématiques ou phylogénétiques. Cette partie comprend donc la description des imagos, nymphes et larves des genres-types des trois sous-familles de Keroplatidae, représentés chaque fois que possible par leur espèce-type. Ces descriptions sont limitées au maximum dans le texte, les illustrations devant compenser cette brièveté. La plupart des caractères figurés, mais non commentés, ont été mis de côté parce qu'à la lumière des recherches entreprises, ils ne semblaient pas devoir apporter d'éléments utiles aux Parties systématique et phylogénétique de cette monographie. Par ailleurs beaucoup d'entre eux (les phragmes, par exemple), qui semblaient pouvoir fournir des données significatives, ont été abandonnés parce que leur observation chez tous les taxa en cause exigeait la destruction d'exemplaires uniques ou n'appartenant pas au Muséum. Pour les mêmes raisons, je n'ai pu faire appel à la microscopie électronique à balayage aussi souvent que je l'aurais souhaité. Je donne cependant pour les larves une série de photographies destinées à donner une image plus parlante des reliefs et des formes et à préciser certains points de morphologie fine.

La nomenclature morphologique adoptée ici se rapproche le plus possible de celle du *Manual of Nearctic Diptera* (McAlpine *et al.*, 1981), à mon avis destiné à devenir l'ouvrage diptérologique de référence pour le prochain demi-siècle. Je suis néanmoins conscient du fait que bien des points de cet ouvrage sont sujets à discussion, notamment en ce qui concerne les homologies entre Nématocères et Brachycères. Il paraît toutefois raisonnablement certain que les termes employés ici chez les Mycetophiloidea s'appliquent bien à des organes homologues à ceux des autres Bibionomorpha (Cecidomyioidea, Bibionoidea, etc.) et peuvent donc bien servir à des comparaisons « hors groupe ». Les cas douteux seront discutés dans les paragraphes appropriés. L'analyse cladistique reposant sur la morphologie comparée, de nombreux points importants ou de détail seront traités dans les pages consacrées à l'analyse des principaux caractères et des tendances évolutives des Keroplatidae.

Source : MNHN, Paris

L'IMAGO

TÊTE

La tête des Diptères a fait l'objet depuis BLANCHARD (1850) de bien des travaux morphologiques ou descriptifs d'importance variable. Ils ont surtout été consacrés aux Brachycères supérieurs et aux Nématocères piqueurs, notamment aux Culicidae ; les autres Nématocères ont été considérablement négligés. Ainsi DENIS & BITSCH, dans leur mise au point de 1973, ne consacrent aux Nématocères non vulnérants que deux pages sur les Tipuloidea. Il serait inutile de citer ici des dizaines de travaux purement descriptifs sur les pièces buccales de divers Nématocères, qui n'apporteraient rien à nos connaissances sur les Mycetophiloidea. On trouvera dans MATSUDA (1965), HENNIG (1973) et DENIS & BITSCH (1973) bon nombre de références.

En ce qui concerne la tête imaginale, les Mycetophiloidea ont rarement été étudiés dans des buts autres que systématique, les caractères recherchés portant sur les ocelles et leur position, les antennes et les palpes, éventuellement la trompe. Parmi les travaux de morphologie, je citerai pour mémoire celui de BECHER (1882), dans lequel les pièces buccales d'une trentaine de familles de Diptères sont illustrées et brièvement décrites. Pour les Mycetophiloidea, il s'agit de *Lycoria thomae* (Sciaridae), *Mycetophila punctata* (= *M. fungorum*, Mycetophilidae) et d'*Asindulum femorale* (= *A. nigrum*, Keroplatidae). BECHER y compare le labium d'*Asindulum* à celui de *Pulex*, appuyant ainsi l'étrange assertion d'OSTEN SACKEN (1878) selon laquelle les Mycetophiloidea sont directement apparentés aux Puces.

FREY (1913) a étudié en détail la tête de représentants des Sciaridae, Bolitophilidae, Diadocidiidae et Mycetophilidae, qu'il compare aux Cecidomyiidae. Ce travail porte surtout sur la trompe. Entre autres points, FREY attire pour la première fois l'attention sur les pseudotrachées qui, selon leur développement, permettent d'opposer les Mycetophilidae proprement dits aux autres Mycetophiloidea. Il mentionne aussi la réduction de la maxille et de la galea, les variations du labium, etc. De la comparaison entreprise, il tire la conclusion que Mycetophiloidea et Cecidomyiidae forment ensemble un groupement naturel.

HOYT (1952), dans un travail sur l'évolution des pièces buccales des Diptères, étudie celles des genres *Mycomya* et *Mycetophila* (Mycetophilidae). En dehors de ses bonnes illustrations, il apporte peu d'éléments nouveaux à l'excellent travail de FREY, dont il ne semble pas avoir eu connaissance. Parmi les autres travaux mentionnant plus ou moins explicitement la structure céphalique imaginale des Mycetophiloidea, CRAMPTON (1942) s'intéresse à deux espèces à pièces buccales allongées, appartenant aux genres *Asindulum* (Keroplatidae) et *Gnoriste* (Mycetophilidae). SHAW (1952) décrit brièvement la tête de *Palaeoplatyura* (Keroplatidae), MATILE (1962) celle de *Speolepta* (Mycetophilidae) et STEFFAN (1966) celle de *Lycoriella* (Sciaridae). On trouvera une courte description du « phragme occipital » des Keroplatidae Macrocerinae *in* MATILE (1973a, 1981a) et quelques données sur les différentes modalités d'allongement de la trompe chez les Keroplatidae *in* MATILE (1976a, 1981c). VOCKEROTH (1981) résume les principales variations de la capsule céphalique et des pièces buccales des Mycetophiloidea, Sciaridae exclus.

Arachnocampa luminosa (fig. 1-5)

Tête subsphérique, aplatie d'avant en arrière, un peu plus large que haute. Foramen magnum en position médiane (fig. 1034, p. 387).

Yeux grands, largement séparés l'un de l'autre, un peu moins au niveau de la face ; nettement échancrés au niveau des fosses antennaires. Pilo-

Source : MNHN, Paris

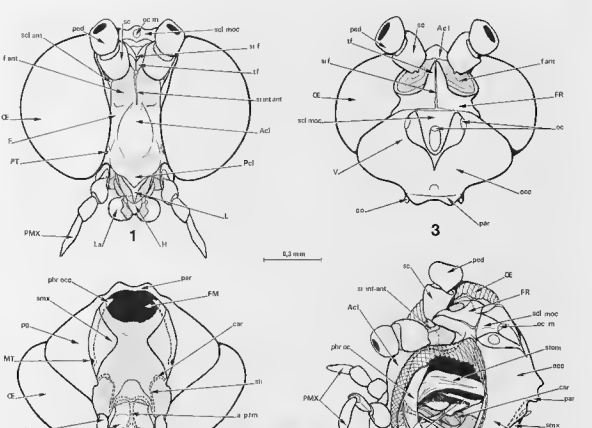


FIG. 1-5. — *Arachnocampa luminosa*, tête : 1, vue frontale ; 2, vue paracaudale ; 3, vue dorsale ; 4, vue paralatérale, œil composé gauche en grande partie sectionné ; 5, labelle, face ventrale.
acl : antéclypéus ; *aprm* : apodème prémental ; *car* : cardo ; *Cl* : clypéus ; *co* : condyle occipital ; *F* : face ; *f ant* : fosse antennaire ; *FM* : foramen magnum ; *FR* : front ; *H* : hypopharynx ; *L* : labre ; *La* : labelle ; *MT* : métatentorina ; *oc m* : ocelle médian ; *ŒE* : œil composé ; *os* : orifice salivaire ; *par* : paroccipul ; *pcl* : postclypéus ; *ped* : pédicelle ; *pf* : palpifère ; *pg* : postgène ; *phr oc* : phragme oculaire ; *phr occ* : phragme occipital ; *phr pg* : phragme postgénal ; *PMX* : palpe maxillaire ; *prm* : prémenium ; *PT* : prétentorina ; *sc* : scape ; *scl ant* : sclérite antennaire ; *scl moc* : sclérite médiocellaire ; *si f* : sillon frontal ; *si int-ant* : sillon interantennaire ; *smx* : segment maxillaire ; *sti* : stipes ; *stom* : stomodœum ; *T* : tentorium ; *tf* : tubercule frontal ; *V* : vertex.

sité longue et fine entre les ommatidies. Trois ocelles, le médian non réduit, chacun placé sur son propre calus, le calus médian plus petit et situé plus en arrière que les externes. Le calus ocellaire médian est séparé des latéraux par une suture nette et se trouve sur un sclérite triangulaire également séparé du front par une suture. Ce sclérite dont je n'ai pas trouvé d'équivalent chez les autres Keroplatidae est ici nommé sclérite médiocellaire (fig. 1, 3-4 : slc moc). Occiput court et large, paroccipul légèrement saillant, non délimité par une suture distincte. Front large, dénudé, divisé en deux par un sillon frontal, formant un tubercule frontal bilobé saillant entre les fosses antennaires ; celles-ci grandes, rectangulaires à angles arrondis. Sillon interantennaire prolongé jusqu'à la marge dorsale de la face. Face entièrement divisée en deux par le clypéus, et donc réduite à deux bandelettes latérales dénudées, hautes mais étroites. Clypéus divisé en deux lobes par une zone membraneuse indistincte. Lobe dorsal formant un calus sail-

Source : MNHN, Paris

lant et cilié. Lobe ventral moins prononcé, dénudé, peu sclérifié. Subgènes entièrement membraneuses (si l'on en juge par les figures, elles semblent absentes chez les Mycetophilidae étudiés par HOYT). Les postgènes ne se séparent que topologiquement de l'occiput : ce sont les zones postcraniales situées ventralement au foramen magnum ; elles sont larges, bien sclérifiées, et portent le long de la marge oculaire de fortes soies, longues et courtes. Postocciput, occiput et vertex également ciliés, les soies plus longues vers la marge oculaire. Segment maxillaire grand, mais largement séparé, de part et d'autre, par une aire membraneuse.

La capsule céphalique est renforcée à l'intérieur (fig. 4) par un phragme oculaire puissant, très développé, surtout en avant, faisant pratiquement le tour de l'œil, interrompu seulement au niveau du front. Le phragme occipital est plus étroit mais aussi fortement sclérifié ; il s'étend du bord dorsal du foramen magnum aux métatentorina. Il existe encore un phragme postgénal, mais réduit et peu sclérifié, situé juste en avant des métatentorina. L'ensemble formé par les phragmes occipital et postgénal est relié au phragme oculaire par un tentorium en tube mince, dépourvu d'expansions latérales, seulement un peu élargi au niveau de ses insertions sur les phragmes (fig. 4 : T). Prétentorina au niveau clypéal (fig. 1 : PT), métatentorina au niveau du quart ventral du segment maxillaire (fig. 2 : MT).

Sclérite antennaire petit, triangulaire, les antennes s'insérant en majeure partie sur la membrane de la fosse antennaire (fig. 1). Antennes filiformes, à peine plus longues que la tête et le thorax ensemble (fig. 248). Scape grand, subcylindrique, pédicelle plus petit, cylindrique (fig. 1, 3-4). Quatorze flagellomères, le premier cylindrique allongé, les suivants cylindriques, plus courts et progressivement plus étroits. Pas de macrochètes, ni dorsaux, ni ventraux.

Trompe courte, mais bien saillante au-dessous du bord ventral des yeux (fig. 1-2). Labre membraneux latéralement, sclérifié à la base et sur la ligne médiane. Hypopharynx en lame triangulaire allongée, l'orifice salivaire en position subapicale. Maxilles : cardo court, stipes allongés en bandelette mince, pas d'endite maxillaire visible (fig. 2). Palpes maxillaires allongés, pendants, plus longs que la trompe. Palpifère membraneux dorsalement, sclérifié et sétifère ventralement [4]. Quatre palpomères, les trois premiers courts et épais, le dernier allongé. Pas de sensorium distinct sur le deuxième palpomère, mais des cryptes dorsales contiguës contenant chacune une soie courte et claire. Labium : postmentum absent. Prémentum bien développé mais membraneux à la base, ne portant qu'une soie de chaque côté. Apodème prémental bien sclérifié, en Y. Labelles formant un segment unique. Pseudotrachées représentées par un sillon interne peu profond bordé de quelques soies différenciées (fig. 5).

Macrocera lutea (fig. 6-11)

Tête subsphérique, aplatie d'avant en arrière, plus large que haute, insérée juste en dessous de la marge antérieure du scutum, et par conséquent foramen magnum en position subdorsale (fig. 1035, p. 387).

Yeux grands, largement séparés l'un de l'autre, occupant latéralement la plus grande partie de la capsule céphalique, marge interne légèrement échancrée au niveau de l'insertion des antennes ; des soies courtes entre les ommatidies. Trois ocelles de grande taille, proches les uns des autres, le médian non réduit. Ils sont situés à la marge antérieure d'un sclérite subquadrangulaire s'étendant en arrière presque jusqu'au foramen magnum (fig. 8 : scl c). Ce sclérite est nettement séparé du reste du vertex par des sutures et est rebordé antérieurement, où il surplombe le front. Dans des publications antérieures, je l'ai baptisé improprement « phragme céphalique » ou «occipital» : le terme de phragme est en effet réservé à des structures cuticulaires invaginées. Topographiquement, ce sclérite est analogue au sclérite médio-occipital des Brachycères. Il n'en est sans doute pas homologue, car chez eux cette région n'est marquée que superficiellement, et non délimitée par des sutures. ROBINEAU-DESVOIDY (1830) l'avait baptisé « cérébral » [5], et par analogie je nommerai donc ici « sclérite céré-

4. J'ai conservé la nomenclature traditionnelle, notamment celle de SÉGUY (1951, 1967), mais pour la plupart des auteurs le palpifère est nommé premier palpomère, le plan de base des Nématocères étant un palpe de cinq articles ; voir l'analyse des caractères (A.1.10).

5. DENIS & BITSCH (1973) attribuent à tort ce terme à HENDEL (1928).

Source : MNHN, Paris

bral » cette structure des *Macrocera*. En arrière de ce sclérite, un sclérite en arceau, le parocciput, le sépare du foramen magnum (fig. 7-9 : par) ; il porte les deux condyles occipitaux et l'insertion d'une partie de la membrane collaire.

Surplombé par la marge antérieure du sclérite cérébral, le front est large, dénudé, et porte un tubercule peu saillant le long de la ligne médiane. Latéralement, il se prolonge jusqu'au sclérite antennaire auquel il s'accole. Fosses antennaires grandes, séparées par un profond sillon interantennaire sclérifié. Face nue, haute latéralement, rétrécie au milieu où elle est profondément échancrée pour le logement du clypéus. Les prétentorina s'ouvrent à son tiers inférieur, entre le bord externe et le sclérite oculaire (fig. 6 : PT). Clypéus en bouclier saillant, triangulaire à angles arrondis, portant quelques longues soies dorsales, membraneux et dénudé ventralement. Subgènes très réduites, représentées par une aire subgénale formée d'une mince bandelette située à la face postérieure de la tête, entre palpifère et métatentorina (fig. 7 : a sbg). Postgènes larges et bien développées (fig. 7 : pg). Segment maxillaire réduit mais distinct, situé le long des postgènes dorsalement aux métatentorina ; à ce niveau s'insère le cardo. Une large zone membraneuse s'étend du foramen magnum á la trompe.

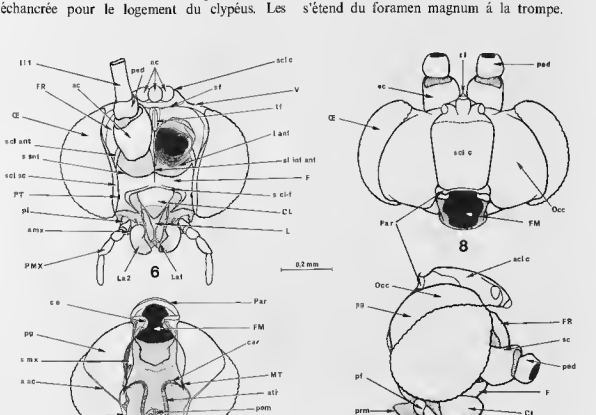


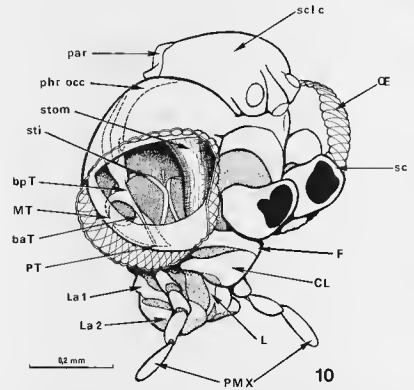
FIG. 6-9. — *Macrocera lutea*, tête : 6, vue frontale ; 7, vue caudale ; 8, vue dorsale ; 9, vue latérale.
aprm : apodème prémentał ; *a subg* : aire subgénale ; *car* : cardo ; *CL* : clypéus ; *co* : condyle occipital ; *emx* : endite maxillaire ; *F* : face ; *f ant* : fosse antennaire ; *H* : premier flagellomère ; *FM* : foramen magnum ; *FR* : front ; *H* : hypopharynx ; *L* : labre ; *La 1, 2* : labelle 1, 2 ; *MT* : métatentorina ; *oc* : ocelles ; *Occ* : occiput ; *Œ* : œil composé ; *o s* : orifice salivaire ; *Par* : parocciput ; *ped* : pédicelle ; *pf* : palpifère ; *pg* : postgène ; *PMX* : palpe maxillaire ; *pom* : postmentum ; *prm* : prémentum ; *PT* : prétentorina ; *s ant* : suture antennaire ; *sc* : scape ; *scl ant* : sclérite antennaire ; *s cl-f* : suture clypéo-frontale ; *scl c* : sclérite cérébral ; *scl oc* : sclérite oculaire ; *sf* : suture frontale ; *s int-ant* : sillon interantennaire ; *s mx* : segment maxillaire ; *s oc* : suture oculaire ; *sti* : stipes ; *tf* : tubercule frontal ; *V* : vertex.

Source : MNHN, Paris

Phragme oculaire puissant, s'étendant du sclérite antennaire en avant au quart ventral des postgènes en arrière. Phragme occipital plus faible, allant du bord dorsal du foramen magnum aux métatentorina. Pas de phragme postgénal distinct (fig. 10). Les deux phragmes sont reliés par le tentorium, légérement oblique de dedans en dehors et de haut en bas. Il est formé de deux bras. Le bras postérieur (bp T) est très court et fortement courbé ; il se prolonge en arrière par deux crêtes accolées au phragme occipital, une dorsale courte et une ventrale longue. Le bras antérieur (ba T), plus long, s'élargit en lame de part et d'autre du tube tentorial proprement dit.

Antennes longues et filiformes, environ doubles de la longueur du corps chez le mâle, subégales à cette longueur chez la femelle. Scape très grand, cylindrique, épais ; pédicelle plus petit et plus court (fig. 6, 8, 9). Quatorze flagellomères cylindriques, allongés, portant des microchètes irrégulièrement disposés et des macrochètes ventraux, surtout nombreux dans la moitié basale, ces macrochètes environ aussi longs que le diamètre des flagellomères correspondants ; pas de macrochètes dorsaux. Sclérite antennaire bien développé, séparé du front par une suture, le front participant apparemment lui aussi à l'articulation antennaire (fig. 6).

Trompe courte, infèrieure á la moitié du plus grand diamètre des yeux. Labre membraneux latéralement ; formant dorsalement un triangle sclérifié dont les angles basaux se prolongent vers les tormae et dont le sommet se poursuit par un Y renversé encadrant l'orifice buccal (fig. 6). Ventralement, paroi épipharyngienne sclérifiée. Hypopharynx en petite lame fortement rétrécie à l'apex ; orifice salivaire en position à peu près médiane. Maxilles : cardo et stipes en bandelettes minces (fig. 7), présentant le même aspect que chez *Mycomya* (HOYT, 1952), sous-tendant la membrane postcraniale. Endite maxillaire trés



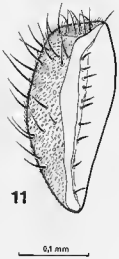


FIG. 10-11. — *Macrocera lutea*, tête : 10, vue antérolatérale, œil composé droit en grande partie enlevé ; 11, labelle, vue latéro-ventrale.
baT : bras antérieur du tentorium ; *bpT* : bras postérieur du tentorium ; *CL* : clypéus ; *F* : face ; *L* : labre ; *La 1*, *2* : labelle 1, 2 ; *MT* : métatentorina ; *Œ* : œil composé ; *par* : parocciput ; *phr occ* : phragme occipital ; *PMX* : palpe maxillaire ; *PT* : prétentorina ; *sc* : scape ; *sel c* : sclérite cérébral ; *sti* : stipes ; *stom* : stomodeum.

Source : MNHN, Paris

court, à peine visible entre la base des palpes et les labelles. Palpifère peu distinct en avant, bien marqué en arrière. Quatre palpomères, le premier et le dernier cylindriques allongés, les deux intermédiaires plus courts. Pas d'aire sensorielle différenciée sur le deuxième palpomère, mais elle est probablement représentée par quelques soies dorsales courtes dont la base est plus profondément enfoncée dans la cuticule que celle des autres chètes. Labium : postmentum réduit à un petit sclérite allongé médian. Prémentum bien développé (fig. 7), divisé par l'apodème prémental en deux lobes latéraux saillants et portant quelques longues soies. Labelles divisées en deux segments, le premier réduit, le second bien développé. Pas de vraies pseudotrachées, mais une rangée de soies plus épaisses, régulièrement disposées à la marge interne de chaque labelle apicale, le long d'un sillon large mais peu distinct (fig. 11).

Keroplatus tipuloides (fig. 12-17)

Tête subsphérique, assez fortement aplatie d'avant en arrière, un peu plus large que haute, le foramen magnum un peu plus ventral que chez *Macrocera* (fig. 1036, p. 387).

Yeux grands, à pilosité dressée, largement séparés l'un de l'autre dorsalement, plus proches au niveau de la face et de la trompe, non émarginés au niveau des antennes. Trois ocelles rapprochés les uns des autres, le médian nettement plus petit que les latéraux, tous trois situés sur un calus commun trilobé et saillant. Un sillon dorsal net s'étendant du parocciput à l'apex du front et marqué à l'intérieur de la capsule céphalique par un phragme distinct. Vertex, occiput et calus ocellaire portant de courtes soies couchées. Parocciput saillant, trapézoïdal, non séparé distinctement de l'occiput.

Front large, peu sclérifié, dénudé, profondément séparé en deux lobes par le sillon frontal, prolongé en avant par un tubercule frontal allongé en pointe entre les antennes. Une petite aire membraneuse sépare le calus ocellaire du front en haut, des sclérites antennaires en bas. Fosses antennaires grandes, sillon interantennaire net, à bords aigus, prolongé jusqu'à la marge dorsale du clypéus et marqué par un phragme. Face nue, subrectangulaire, étroite et peu sclérifiée ; suture clypéofrontale très indistincte, ne se traduisant que par une sclérotinisation un peu moindre (fig. 12). Clypéus saillant, petit, peu sclérifié, portant quelques cils apicaux. Pas de subgènes distinctes, leur emplacement étant membraneux. Postgènes très larges et portant, comme l'occiput, des soies couchées dont les périoculaires sont les plus longues. Segment maxillaire grand, le gauche et le droit rapprochés au milieu, où ils ne laissent subsister qu'un espace membraneux réduit (fig. 13).

Squelette interne de la capsule céphalique (fig. 15) formé des phragmes dorsal, interantennaire, postgénal et oculaire, ainsi que du tentorium. Phragme occipital large et peu sclérifié, s'étendant des condyles occipitaux aux métatentorina. Phragme postgénal allant de ces dernières au phragme oculaire, qu'il rejoint au niveau de l'angle ventral. Phragme oculaire très large et fortement sclérifié le long du bord interne de l'œil, plus faible le long du bord externe. Tentorium simple, réduit à un tube mince reliant le phragme occipital au phragme oculaire, et muni de deux petites expansions aliformes au niveau de son insertion sur ce dernier. Prétentorina (fig. 12 : PT) situées entre le clypéus et la marge oculaire, métatentorina (fig. 13 : MT) au niveau de la marge ventrale de la partie la plus large du segment maxillaire.

Antennes courtes, élargies et aplaties (fig. 16). Scape très volumineux, fortement prolongé en bec vers l'avant, pédicelle plus petit, discoïde (fig. 12, 14). Quatorze flagellomères aplatis, bien plus hauts que larges (fig. 16c), sauf le dernier, qui est muni d'un apicule terminal (fig. 16b) ; pédoncules flagellaires situés en position médiane. Pilosité antennaire extrêmement courte, de petits macrochètes dorsaux et ventraux. Sclérite antennaire réduit à une petite apophyse triangulaire située sous la membrane.

Trompe très courte, pas plus longue que le plus grand diamètre des fosses antennaires. Labre petit, triangulaire à base concave, séparé du clypéus par une zone membraneuse. Hypopharynx en languette peu sclérifiée, orifice salivaire en position médiane. Cardo et stipes non distinctement séparés, formant un cardostipes peu sclérifié et arqué (fig. 13). Pas d'endite maxillaire. Palpifère indistinct en avant, bien différencié en arrière, où il est cilié. Palpomères réduits à deux articles dressés en avant, le dernier court et épais, portant un sensorium subapical profond (fig. 12 : sens). Labium : postmentum

Source : MNHN, Paris

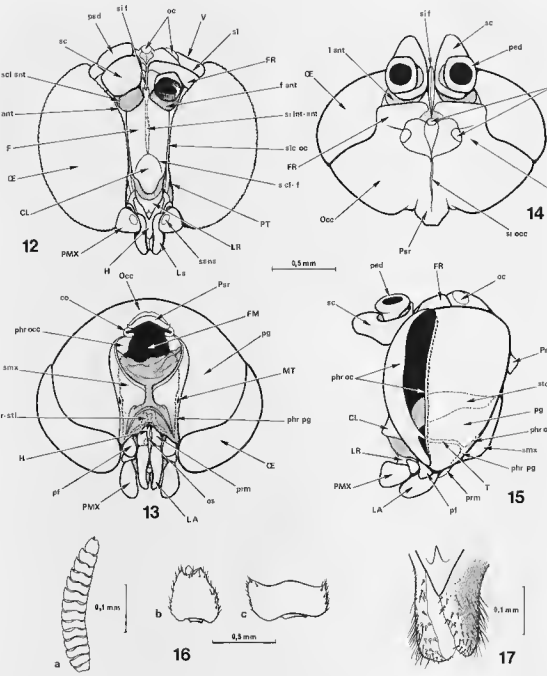


FIG. 12-17. — *Keroplatus tipuloides*, tête : 12, vue frontale ; 13, vue caudale ; 14, vue dorsale ; 15, vue latérale, œil composé gauche enlevé ; 16a, flagelle antennaire ; 16b, dernier flagellomère ; 16c, flagellomère 10 ; 17, trompe, vue dorsolatérale.

car-sti cardo-stipes ; *CL* : clypéus ; *co* : condyle occipital ; *F* : face ; *f ant* : fosse antennaire ; *FM* : foramen magnum ; *FR* : front ; *H* : hypopharynx ; *La* : labelle ; *LR* : labre ; *MT* : métatentorina ; *oc* : ocelles ; *Occ* : occiput ; *Œ* : œil composé ; *os* : orifice salivaire ; *Par* : paroccipital ; *ped* : pédicelle ; *pf* : palpifère ; *pg* : postgène ; *phr oc* : phragme occulaire ; *phr occ* : phragme occipital ; *phr pg* : phragme postgénal ; *PMX* : palpe maxillaire ; *prm* : prémentum ; *PT* : prétentorina ; *s ant* : suture antennaire ; *sc* : scape ; *scl ant* : sclérite antennaire ; *s cl-f* : suture clypéofrontale ; *scl oc* : sclérite oculaire ; *sens* : sensorium ; *sf* : suture frontale ; *si f* : sillon frontal ; *si int-ant* : sillon interantennaire ; *si occ* : sillon occipital ; *smx* : segment maxillaire ; *stom* : stomodeum ; *T* : tentorium ; *V* : vertex.

Source : MNHN, Paris

réduit à un espace quadrangulaire peu sclérifié, entre les deux cardostipes. Prémentum bien développé, divisé par un apodème prémental réduit à deux lobes portant de courtes soies couchées (fig. 13). Labelles réduites à un seul segment portant des soies courtes. Pas de pseudotrachées proprement dites, mais un profond sillon interne à marge antérieure très nette, bordée de quelques groupes de soies sensorielles courtes et épaisses (fig. 17).

Discussion

La comparaison des trois genres étudiés ci-dessus permet tout d'abord de mettre en évidence des séries clinales de caractères. Ainsi le déplacement du foramen magnum, en position médiane chez *Arachnocampa*, subdorsale chez *Macrocera*, *Keroplatus* représentant un état intermédiaire du caractère (voir analyse des caractères, A.1.1.). On notera la grande réduction du postmentum chez *Macrocera* et *Keroplatus*, son absence chez *Arachnocampa*. Également l'apparition d'un sensorium palpal distinct chez *Keroplatus*, où il forme une fosse, et les étapes intermédiaires présentées par *Macrocera* et *Arachnocampa*.

Il faut remarquer avec HOYT (1952) que l'apparition des pseudotrachées chez les Mycetophiloidea permet de se faire une idée de la façon dont se sont formés ces organes chez les Diptères supérieurs. Chez *Macrocera*, il n'existe qu'une rangée de soies différenciées, sans sillon très net, tandis qu'un sillon bordé de soies s'ouvre chez *Arachnocampa*, et surtout chez *Keroplatus*. D'après FREY (1913), ces sillons sont absents chez *Bolitophila* et *Diadocidia*. HOYT a figuré ceux de *Mycomya* (Mycetophilidae Mycomyinae), qui sont de même type que celui de *Keroplatus*. Il existe des pseudotrachées largement séparées les unes des autres chez *Gnoriste* (Mycetophilidae Sciophilinae), beaucoup plus serrées chez *Mycetophila* (Mycetophilidae Mycetophilinae).

Arachnocampa se sépare de tous les autres Keroplatidae par la présence d'un sclérite médiocellaire. L'absence de tout macrochète antennaire le distingue de *Keroplatus* et *Macrocera*, mais cet état de caractère se présente chez quelques genres de Macrocerinae (*Hesperodes, Vockerothia, Kelneria, Robsonomyia*), comme on le verra dans l'analyse des caractères (A.1.9.3.).

La présence d'un sclérite cérébral distingue les *Macrocera* et tous les Macrocerinae des deux autres sous-familles, comme je l'ai déjà précisé (MATILE, 1973a, 1981a) ; ajoutons que chez certains genres, ce sclérite peut être incomplètement séparé du reste de la capsule céphalique (*Paramacrocera, Vockerothia*).

Le tentorium est nettement plus complexe chez *Macrocera* que chez *Arachnocampa* et *Keroplatus*, mais cette structure n'a pas été contrôlée dans les autres genres, de même que la présence ou l'absence du phragme postgénal. La face transverse, plus large que haute, est commune à tous les Macrocerinae mais se retrouve dans les genres alliés à *Orfelia*, tandis que tous ceux alliés à *Keroplatus* possèdent une face au moins aussi haute que large. De même, tous les Macrocerinae ont les labelles bisegmentées, qui sont aussi très courantes chez les *Orfeliini*, mais n'apparaissent pas chez *Arachnocampa* et les *Keroplatini*. L'allongement des antennes chez *Macrocera* peut être beaucoup plus prononcé, ou un peu moins, que chez l'espèce-type ; il se retrouve chez certains *Chiasmoneura*.

Le prolongement ventral du front jusqu'aux sclérites antennaires semble caractéristique des Macrocerinae. Enfin, *Keroplatus* et les genres apparentés se caractérisent par leur nombre réduit de palpomères (analyse des caractères, A.1.10), dont le dernier est épaissi et dressé, parfois très allongé (*Neoceroplatus*), ainsi que par leurs antennes élargies et épaissies, parfois pectinées. Les palpes des *Orfeliini* ne présentent pas la même structure et les antennes ne sont jamais aussi aplaties, mais elles sont parfois épaissies, rarement pectinées.

RÉGION CERVICALE

La région cervicale (cervix, région collaire) s'étend de la capsule céphalique en avant au prothorax en arrière. Pour SNODGRASS (1935), CRAMPTON (1942) et MATSUDA (1970), elle est en majeure partie d'origine thoracique, avec une participation du segment labial. En grande partie membraneuse, elle assure la mobilité de la tête par rapport au thorax. Son étude a été largement

Source : MNHN, Paris

négligée chez les Diptères, bien que CRAMPTON ait attiré l'attention sur l'importance phylogénétique qu'elle pourrait présenter dans certains groupes, notamment chez les Tipuloidea. Les quelques travaux portant sur cette région du corps sont cités par SPEIGHT (1969) dans son importante étude sur le prothorax des Diptères Acalyptères.

Les principaux sclérites de la région cervicale sont les sclérites cervicaux latéraux, qui s'articulent en avant aux condyles occipitaux par l'intermédiaire d'un processus appelé céphaligère. Si l'on suit CRAMPTON et MATSUDA, on peut les interpréter comme provenant d'une plaque impaire d'origine proépisternale, encore visible chez certains Tipuloidea, et qui se serait ensuite séparée en plaques latérales paires par membranisation.

CRAMPTON mentionne l'existence de deux paires de sclérites plus petits, moins importants et parfois absents. Des sclérites latéro-antérieurs existent chez certains Tipuloidea et Mycetophiloidea. Plus courante est une paire de sclérites latéro-postérieurs ; CRAMPTON en signale notamment, et en illustre une paire partiellement fusionnée à la propleure, chez un Sciaridae du genre *Sciara* (probablement les *Bradysia* actuels). Chez un autre Sciaridae, *Lycoriella*, ce sclérite est libre (STEFFAN, 1966). Pour MATSUDA (1979), ces sclérites accessoires sont probablement des néoformations. En dehors des figures et des quelques lignes de CRAMPTON et de STEFFAN sur les Sciaridae, rien ne semble avoir été publié sur la région cervicale des Mycetophiloidea.

Arachnocampa luminosa (fig. 20-21)

Sclérites latéraux bien développés, fortement sclérifiés, s'articulant avec la tête par l'intermédiaire de céphaligères allongés, non distinctement séparés des sclérites. Sclérites cervicaux ventraux beaucoup plus petits et moins sclérifiés, non invaginés dans la membrane cervicale, articulés par un seul point au proépisterne. Pas d'organe cervical visible.

Macrocera lutea (fig. 24-25)

Sclérites latéraux en baguettes minces munies d'une expansion dorsale triangulaire. Ces sclérites s'articulent en avant avec les céphaligères, en arrière avec les sclérites cervicaux ventraux. Ceux-ci, minces, sont situés dans une invagination de la membrane comme c'est le cas chez les Acalyptères.

Keroplatus tipuloides et ***reaumurii*** (fig. 28)

Sclérites cervicaux latéraux petits et peu sclérifiés, non reliés aux céphaligères. Ceux-ci soudés aux sclérites ventraux, saillants, bien développés, fortement sclérifiés et apparemment formés de deux parties. La figure 28 représente *K. reaumurii*, mais *K. tipuloides* n'est pas différent.

Discussion

Dans l'état actuel de nos connaissances sur la région cervicale des Nématocéres, son étude ne peut nous apporter beaucoup de renseignements. La diminution de la taille des sclérites latéraux chez *Keroplatus*, et la perte de leur liaison avec les céphaligéres, sont des faits curieux, et il est possible que l'interprétation adoptée ici soit erronée. La présente configuration pourrait être le résultat d'une migration en sens inverse des sclérites ventraux et latéraux, ou encore il a pu se produire une fusion de ces deux sclérites, comme le fait que le sclérite « ventral » de mon interprétation soit divisé en deux pourrait le laisser penser ; le sclérite latéral serait alors en réalité une néoformation.

THORAX

La nomenclature des différentes pièces qui composent le thorax des Insectes est assez complexe en raison de l'abondance des synonymes : CRAMPTON s'en plaignait déjà dés 1909. Je crois donc indispensable d'exposer en détail, principalement par l'illustration, la nomenclature adoptée dans ce travail, ici encore celle de MCALPINE (1981). La terminologie du thorax, rappelons-le, a été fondée par AUDOUIN dès 1824, mais la multiplication des termes parti-

Source : MNHN, Paris

culiers appliqués à leur groupe par les systématiciens a rapidement compliqué le problème. McAlpine a résumé fort clairement la structure d'un segment thoracique d'Insecte : il se compose d'une plaque tergale, le notum, de deux plaques latérales, les pleures, et d'une plaque ventrale, le sternum.

Le notum se divise plus ou moins distinctement, d'avant en arrière, en prescutum, scutum et scutellum. La pleure [6] est divisée par la suture pleurale en deux sclérites, l'épisterne [7] en avant, l'épimère en arrière. L'épisterne peut se diviser à son tour en un anépisterne dorsal et un katépisterne ventral, et de même l'épimère en anépimère et katépimère [8].

Quant au sternum [9], il se divise en présternite, antérieur, et en basisternite, postérieur. Lorsqu'il s'invagine en deux branches saillantes dans l'intérieur du thorax (furcae), il porte le nom de furcasternite. L'interprétation du sternum des Insectes est encore controversée et je me servirai de ces termes tout en étant conscient qu'ils ne s'appliquent pas forcément à des sclérites homologues d'un ordre à l'autre.

Chaque sclérite du thorax peut être affecté du préfixe pro-, méso- ou méta-, qui précise à quel segment il appartient. Toutefois, chez les Diptères, on utilise rarement le préfixe correspondant à ce segment. Chaque fois que dans les ouvrages spécialisés, ou dans le présent travail, on parle d'anépisterne, de katépimère, etc., il faut entendre qu'il s'agit des éléments mésothoraciques. En effet, le thorax des Diptères est caractérisé par l'énorme développement du mésothorax aux dépens du prothorax et du métathorax. Le prothorax est réduit à deux arceaux, le dorsal formé par le pronotum et la propleure, le ventral par le prosternum. Les deux arceaux sont ou bien séparés par une aire membraneuse, ou reliés en avant des hanches antérieures par un pont précoxal sclérifié. En dehors de son extension, le mésothorax des Diptères est caractérisé par l'apparition d'un postnotum, généralement de grande taille chez les Nématocères. Ce postnotum est situé en arrière et au-dessous du scutellum. D'après McAlpine, il représente probablement un acrotergite intersegmentaire. Par ailleurs, le stigmate mésothoracique des Diptères migre vers la marge antérieure du segment pour se placer juste en arrière de la propleure. Le métathorax est surtout réduit dans sa partie notale, dont ne subsiste qu'un mince arceau préabdominal, et dans sa partie sternale, qui est presque entièrement invaginée. D'après McAlpine, d'ailleurs, l'aire sclérifiée de la face métasternale du thorax des Diptères, entre les hanches postérieures, est au moins en partie d'origine pleurale.

Plutôt qu'un long exposé, on trouvera figure 18 un diagramme représentant schématiquement les principaux sclérites et sutures du thorax théorique d'un Diptère, avec la nomenclature de McAlpine, laquelle est basée principalement sur celle de Crampton (1909, 1925), assez largement suivie depuis, et notamment par Hennig (1973).

Le thorax imaginal est le seul élément des Mycetophiloidea à avoir fait réellement l'objet d'études de morphologie comparée : celles de Crampton (1925), de Shaw (1948b) et de Shaw & Shaw (1951). Les caractères que Crampton considère comme propres aux Mycetophiloidea ressortent d'une assez longue discussion sur la place du genre *Mycetobia*, qu'il souhaite intégrer aux Mycetophiloidea plutôt qu'aux Anisopodoidea (auxquels il est actuellement rattaché comme Edwards l'avait proposé dès 1916). Pour Crampton, les caractères mycétophiloïdiens sont le rétrécissement de l'épimère mésothoracique et celui du mèron, et la tendance de ces deux sclérites à fusionner. Pour lui, il s'agit là de caractères très importants, communs à *Mycetobia* et aux Mycetophiloidea, et qui les unissent malgré toutes les ressemblances relevées entre Anisopodoidea et *Mycetobia*. Il signale en outre

6. D'après le *Dictionnaire des termes d'Entomologie* de Séguy (1967), ce substantif est masculin, ainsi que les termes qui en dérivent (propleure, mésopleure, etc.). Comme bien d'autres, c'est ce genre que j'ai utilisé jusqu'ici. Cependant, Littré le donne comme féminin pluriel. Pleure doit donc être utilisée au féminin ; par contre, fort de l'usage entomologique, j'emploierai le singulier quand ce sera nécessaire.

7. Chaudonneret (traduction de Matsuda, 1979) traduit ainsi l'*épisternite* de Matsuda, sans doute pour souligner qu'il s'agit d'un sclérite pleural, et non sternal. En 1940, Séguy utilise épisternite, mais il choisit épisterne, ou épisternum, en 1967, réservant le terme d'épisternite aux valves dorsales de l'oviscapte des Orthoptères.

8. L'orthographe correcte serait catépimère, catépisterne ; je me suis plié ici à l'usage qui s'est imposé en anglais et en allemand.

9. Terme que je préfère au sternite de Chaudonneret, suivant en ceci Séguy : « si [la région ventrale du sternum] est différenciée en sclérites séparés, ces derniers prennent le nom de sternites ».

Source : MNHN, Paris

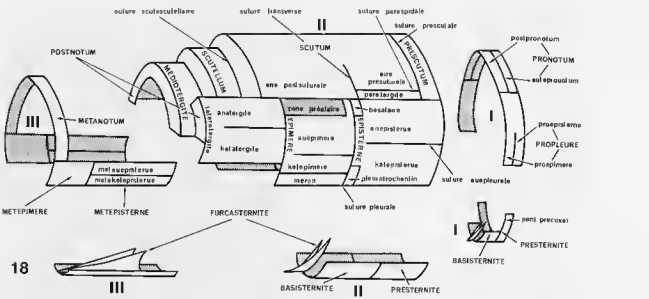


FIG. 18. — Organisation du plan de base du thorax des Diptères (très schématique) et nomenclature de ses différentes parties (phragmes omis).

la présence d'un pont précoxal chez *Mycetobia* et *Sciara*, son absence chez tous les Anisopodoidea.

CRAMPTON s'intéresse également à un autre problème, celui du genre *Platyura* (*Platyura* auct. = *Orfelia*). Selon lui, « on a suggéré » que *Platyura* diffère suffisamment des autres Mycetophiloidea pour être élevé au niveau de famille (Platyuridae). Il ne cite pas l'auteur de cette suggestion, mais dans un résumé des conclusions auxquelles il était parvenu, paru dès 1924, il précise sans donner de référence qu'il s'agit de MALLOCH. Il s'agit là de l'important ouvrage de 1917 dans lequel ce dernier auteur propose explicitement cinq familles de Mycetophiloidea : Bolitophilidae, Macroceridae, Platyuridae, Mycetophilidae et Sciaridae, tandis qu'il suggère de réunir en une famille distincte *Symmerus* et *Ditomyia* (qui forment actuellement avec quelques genres alors inconnus de MALLOCH la famille des Ditomyiidae). La lecture des clés des familles indique clairement que les Platyuridae de MALLOCH correspondent aux Keroplatidae du présent travail ; la seule larve étudiée n'est d'ailleurs pas celle d'un *Orfelia*, mais bien d'un *Keroplatus*.

Le problème que se pose CRAMPTON provient sans doute d'une confusion due au nom inhabituel de Platyuridae, synonyme de Keroplatidae, qu'il a pu croire fondé sur le seul genre *Platyura* (synonyme d'*Orfelia*, rappelons-le). En effet, il entreprend de comparer le thorax de *Platyura mendosa*, actuellement rangé dans le genre *Neoplatyura*, avec *Asindulum montanum*. Or *Neoplatyura* et *Asindulum* appartiennent au même groupement générique (MATILE, 1978c). Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que CRAMPTON relève entre ces deux taxa suffisamment de ressemblances pour affirmer qu'ils appartiennent à la même famille. La comparaison avec un *Orfelia* proprement dit aurait d'ailleurs abouti à la même conclusion.

Les recherches de CRAMPTON ont été résumées par SHAW (1948b), qui étudie la structure pleurale de 21 genres de Mycetophiloidea, dont les Keroplatidae *Palaeoplatyura*, *Apemon* (= *Platyura* Meigen), *Platyura* (= *Orfelia*), *Macrocera* et *Fenderomyia*. Ce travail vaut surtout par les dessins, encore que l'illustration de *Fenderomyia* corresponde à une déformation *post mortem* (*cf.* p. 377) et que ce taxon soit synonyme de *Macrocera*. Cette étude est complétée en 1951 avec la collaboration de Mrs M. M. SHAW. Deux Keroplatidae supplémentaires sont illustrés, *Proceroplatus* et *Keroplatus*, tandis qu'un spécimen de *Platyroptilon* est discuté, mais non figuré. Les données de SHAW & SHAW seront citées et commentées en leur lieu et place ; rappelons seulement que ces auteurs placent *Platyura* entre Ditomyiidae et Keroplatidae, et ne considèrent pas que *Macrocera* doive être distingué par un rang hiérarchique supragénérique au sein des

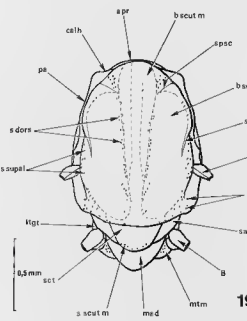
Source : MNHN, Paris

Keroplatidae. Aucun caractère exclusif n'est donné pour ceux-ci. Les conclusions phylogénétiques tirées sont à considérer avec réserve, car elles sont pour la plupart explicitement fondées sur des symplésiomorphies et, de plus, ne prennent en compte que les structures thoraciques pleurales.

Arachnocampa luminosa (fig. 19-21)

Thorax arqué, à peu près aussi long que haut et bien plus haut que large.

Prothorax. — Antépronotum en arceau, rétréci à la marge dorsolatérale, portant quelques soies dressées juste au-dessus de ce rétrécissement. Postpronotum distinct du calus huméral, formant de chaque côté un petit sclérite triangulaire tronqué à l'apex et sétifère dorsalement, qui s'étend entre la membrane péristigmatique et l'antépronotum (fig. 20 : ppr). Propleure divisée en un proépisterne peu étendu et un proépimère un peu plus petit. Proépisterne incomplétement séparé de l'antépronotum en arrière et portant quelques soies à ce niveau, la suture visible seulement dans la moitié antérieure, où elle est profonde en avant. Proépimère triangulaire allongé, très fortement sclérifié, son angle antéroventral en rapport avec la hanche antérieure, son angle postérieur avec le katépisterne, bien au-dessous de la suture anapleurale. La propleure n'entre pas en rapport direct avec le prosternum, dont elle est séparée par un espace membraneux. Il n'y a donc pas de pont précoxal (fusion latérale de la propleure et du prosternum en avant des hanches antérieures) proprement dit. Prosternum : présternite absent. Basisternite étroit, peu sclérifié en avant, portant un sillon sagittal net surtout entre les deux lobes postérieurs, qui font saillie entre les bases coxales (fig. 21). Furcasternite large et bien sclérifié, sans sillon sagittal distinct [10].



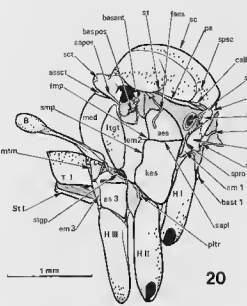


FIG. 19-20. — *Arachnocampa luminosa*, thorax : 19, vue dorsale ; 20, vue latérale, avec les hanches et le premier segment abdominal I.

A : base de l'aile ; *aes* : anépisterne ; *apr* : antépronotum ; *assct* : aire sous-scutellaire ; *B* : balancier ; *basant* : basalaire antérieur ; *baspos* : basalaire postérieur ; *basl 1* : basisternite 1 ; *b scut 1* : bande scutale latérale ; *b scut m* : bande scutale médiane ; *calh* : calus huméral ; *em 1, 2, 3* : épimère 1, 2, 3 ; *es 1, 3* : épisterne 1, 3 ; *fmp* : fosse médiopleurale ; *H* : hanche ; *kes 1* : katépisterne ; *ltgt* : latérotergite ; *med* : médiotergite ; *mtm* : mélanotum ; *pa* : paratergite ; *pltr* : pleurotrochantin ; *ppr* : postpronotum ; *sapl* : suture anapleurale ; *sapos* : saillie postscutellaire ; *sc* : scutum ; *scl cl* : sclérite cervical latéral ; *scl cv* : sclérite cervical ventral ; *sct* : scutellum ; *s dors* : soies dorsocentrales ; *smp* : suture mésopleurale ; *spsc* : suture présCutale ; *spro* : suture propleurale ; *s pstal* : soies postalaires ; *s scut m* : soies scutellaires marginales ; *s supal* : soies supra-alaires ; *st* : suture transverse ; *St 1* : sternite abdominal I ; *stga* : stigmate antérieur ; *stgp* : stigmate postérieur ; *T 1* : tergite abdominal I.

10. Si le furcasternite prothoracique des Diptères est habituellement fusionné avec le basisternite mésothoracique, un furcasternite prothoracique distinct est connu chez les Nématocères des genres *Tipula* (REES & FERRIS, 1939), *Trichocera* et *Anisopus* (HILLYER, 1961, cité par SPEIGHT, 1969) et chez la plupart des Culicidae (HARBACH & KNIGHT, 1980).

Source : MNHN, Paris

Mésothorax. — Prescutum indistinctement séparé du scutum, la suture (fig. 19-20 : spsc) et la fosse scutale étant effacées. Paratergite (fig. 19-20 : pa) fortement saillant au-dessus de la membrane pleurale [d'après COLLESS & MCALPINE (1970), ce sclérite représente les vestiges du vrai prescutum, la partie antérieure et dorsale du thorax traditionnellement appelée prescutum n'étant pas morphologiquement prescutale].

Le scutum occupe la plus grande partie de la face dorsale du thorax (fig. 19). Il porte dorsalement une saillie longitudinale médiane partant du prescutum mais effacée avant le scutellum, et deux latérales, au contraire effacées en avant. Ces saillies sont plus fortement colorées et forment les bandes scutales ; elles correspondent à de puissantes insertions musculaires. Pas de vraie rangée de soies acrosticales, seulement quelques petites soies postérieures disposées dans le prolongement de la bande scutale médiane. Dorsocentrales présentes, en rangée unisériée à laquelle s'ajoutent en arrière quelques soies dispersées ; soies dorsocentrales postérieures nettement plus longues que les autres. Post-alaires et supra-alaires non nettement séparées, mélangées de soies longues et courtes. Calus scutaux peu distincts, mais par contre suture transverse (fig. 19-20 : st) bien visible, longue. Scutellum petit, semi-circulaire, portant le long de la marge postérieure des rangées irrégulières de soies courtes.

Postnotum : médiotergite grand, arrondi, non anguleux à l'apex, subvertical et peu saillant en arrière du scutellum ; pas de soies médiotergales. Immédiatement au-dessous du scutellum s'étend une étroite aire membraneuse transversale, l'aire sous-scutellaire. Latérotergites peu étendus, peu saillants, bien plus hauts que larges, leur grand axe très légèrement oblique de haut en bas et d'arrière en avant ; non divisés en zones anatergale et katatergale par une suture ou un sillon. Quelques soies latérotergales courtes et dispersées.

Mésopleure : suture pleurale fortement sinueuse. Dans l'angle rentrant qu'elle forme au niveau de la suture anapleurale, une dépression profonde, la fosse médiopleurale (fig. 20 : fmp). Anépisterne nu, trapézoïdal, séparé en deux parties inégales par une fissure recouverte de membrane, postérodorsale (fig. 20 : faes). Taille du katépisterne double de celle de l'anépisterne ; pas de soies katépisternales. Entre la marge ventrale du katépisterne et l'angle postérobasal de la hanche médiane, se trouve un petit sclérite que j'interprète sous toutes réserves comme un pleurotrochantin (fig. 20 : pltr), bien que cette structure n'ait été signalée que chez les Culicimorpha et les genres *Tipula* (Tipulomorpha, Tipulidae) et *Plecia* (Bibionomorpha, Bibionidae). Épimère mésothoracique apparemment formé d'un seul sclérite, classiquement considéré comme représentant l'anépimère. Ce sclérite, dépourvu de soies, s'étend des basalaires à l'angle antérodorsal du métépisterne et n'entre donc pas en rapport avec la deuxième paire de hanches. Cependant, comme l'a souligné CRAMPTON, il est divisé à l'intérieur en deux parties par un phragme trouvant son origine dans la fosse médiopleurale. Ce phragme marque peut-être la délimitation entre la partie anépimérale proprement dite de l'épimère et sa partie katépimérale, dont on sait qu'elle persiste sous forme de sclérite distinct chez beaucoup de Diptères.

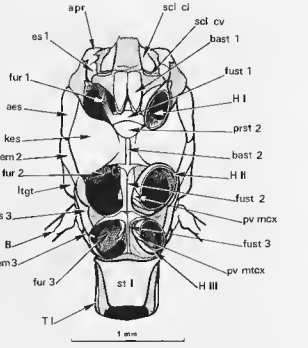


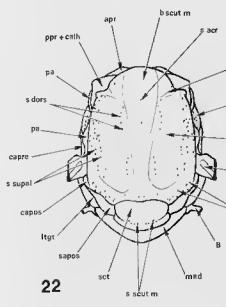
FIG. 21. — *Arachnocampa luminosa*, thorax et premier segment abdominal, vue ventrale, hanches enlevées à gauche, coupées à la base à droite.
aes : anépisterne ; *apr* : antépronotum ; *B* : balancier ; *bast 1, 2* : basisternite 1, 2 ; *em 2, 3* : épimère 2, 3 ; *es 1, 3* : épisterne 1, 3 ; *fur 1, 2, 3* : furca 1, 2, 3 ; *furst 1, 2, 3* : furcasternite 1, 2, 3 ; *H* : hanche ; *kes* : katépisterne ; *ltgt* : latérotergite ; *ppr* : postpronotum ; *prst 2* : présternite 2 ; *pv mcx* : processus ventral mésocoxal ; *pv mtcx* : processus ventral métacoxal ; *scl cl* : sclérite cervical latéral ; *scl cv* : sclérite cervical ventral ; *St 1* : sternite abdominal 1 ; *T 1* : tergite abdominal 1.

Source : MNHN, Paris

Mésosternum (fig. 21) formé d'un petit présternite, d'un basisternite court et étroit et d'un furcasternite relativement large séparant l'une de l'autre les fosses mésocoxales, portant dorsalement des processus coxaux faibles et minces.

Métathorax. — Métanotum formé d'un arceau mince, fortement réduit dorsalement, mais portant de chaque côté, au bord externe, un groupe de fortes soies scabelliaires dressées au-dessus de la base des balanciers. Métapleure : épisterne (fig. 20-21 : es 3) quadrangulaire, profondément séparé en deux parties inégales, la dorsale plus petite, par un large espace membraneux. Ces deux sclérites fusionnés au bord postérieur seulement représentent sans doute le métanépisterne et le métakatépisterne d'autres Diptères. Le stigmate postérieur s'ouvre moitié sous l'épimère, moitié sous la marge ventrale du latérotergite, dans une zone membraneuse comprise entre ces sclérites et le métépisterne. Épimère petit, séparé de l'épisterne par une suture métapleurale profonde. Métasternum (fig. 21) formé d'un furcasternite presque entièrement invaginé, portant des métafurcae très développées et des processus métacoxaux minces. L'épisterne et l'épimère métathoraciques participent ensemble aux marges externes des fosses coxales postérieures.

Prothorax petit, peu développé. Antépronotum formé d'un arceau impair légèrement rétréci sur la ligne médiane. Postpronotum intégré au calus huméral, dont il n'est pas possible de distinguer les éléments prothoraciques et mésothoraciques (fig. 22 : ppr + calh). On notera que je suis ici les interprétations classiques, notamment de SNODGRASS (1935), CRAMPTON (1925, 1942), SPEIGHT (1969), HENNIG (1973) et MCALPINE (1981), et non celle adoptée sans explication par SHAW (1948b) et SHAW & SHAW (1951). Pour



Macrocera lutea (fig. 22-24)

Thorax dans l'ensemble arqué, un peu plus haut que long et bien plus haut que large.

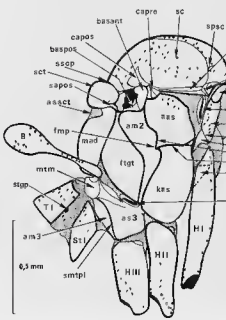


FIG. 22-23. *Macrocera lutea*, thorax : 22, vue dorsale ; 23, vue latérale, avec les hanches et le premier segment abdominal.

A : base de l'aile ; *aes* : anépisterne ; *apr* : antépronotum ; *assct* : aire sous-scutellaire ; *B* : balancier ; *basant* : basalaire antérieur ; *baspos* : basalaire postérieur ; *basl 1* : basisternite 1 ; *b scut l* : bande scutale latérale ; *b scut m* : bande scutale médiane ; *capos* : calus postalaire ; *capre* : calus préalaire ; *em 1, 2, 3* : épimère 1, 2, 3 ; *es 1, 3* : épisterne 1, 3 ; *fmp* : fosse médiopleurale ; *H* : hanche ; *kes* : katépisterne ; *ltgt* : latérotergite ; *med* : médiotergite ; *mtnu* : métanotum ; *pa* : parapteryx ; *ppr* : post-pronotum ; *ppr + calh* : postpronotum + calus huméral ; *psc* : présecutum ; *s acr* : soies aérosticales ; *sapl* : suture anapleurale ; *sapos* : saillie postscutellaire ; *sc* : scutum ; *sct* : scutellum ; *s dors* : soies dorsocentrales ; *smpl* : suture mésopleurale ; *smtpl* : suture métapleurale ; *spra* : suture propleurale ; *s psc* : suture présecutale ; *s pstal* : soies postalaires ; *ssap* : suture scutale postérieure ; *s scut m* : soies scutellaires marginales ; *s supal* : soies supra-alaires ; *St 1* : sternite abdominal 1 ; *stga* : stigmate antérieur ; *stgp* : stigmate postérieur ; *T 1* : tergite abdominal I.

Source : MNHN, Paris

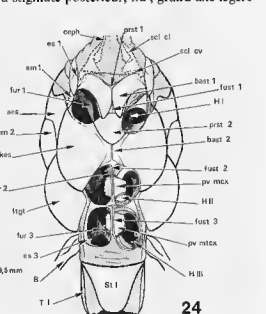
ces derniers, le sclérite dorsal en arceau de *Macrocera* représente le postpronotum, l'antérieur étant formé de la partie dorsale du lobe interprété habituellement comme le proépisterne. HUTSON, ACKLAND & KIDD (1980) semblent avoir partiellement suivi SHAW & SHAW.

Une zone membraneuse située entre l'antépronotum, le « calus huméral » et le stigmate antérieur fait probablement partie du pronotum. La propleure est composée d'un épisterne relativement bien développé, cilié, incomplètement séparé en deux lobes par un sillon antérieur, et d'un petit épimère triangulaire (propleure de HUTSON *et al.* ; fig. 23-24 : eml). L'angle proépiméral postérieur est en rapport avec le katépisterne mésothoracique un peu au-dessous de la suture anapleurale. La propleure est séparée du prosternum par une large zone membraneuse. Prosternum (fig. 24) composé d'un présternite très petit, invaginé, d'un large basisternite divisé en deux lobes saillants en dehors par un sillon médian, et d'un furcasternite réduit, lui aussi marqué par un sillon sagittal.

Mésothorax très grand, fortement arqué dorsalement. Mésonotum formé d'un prescutum peu distinct, d'un scutum très étendu, d'un petit scutellum et d'un grand médiotergite subvertical.

Le prescutum est peu reconnaissable en raison de l'effacement de la suture (fig. 22 : spsc) et de la fosse prescutales, réduites à un sillon et une dépression peu distincts. Paratergite formé d'une mince bandelette saillante au-dessus des pleures (fig. 22-23 : pa). Le scutum occupe la plus grande partie de la face dorsale du thorax. Bande scutale médiane étendue du prescutum au scutellum ; bandes scutales latérales plus courtes en avant (fig. 22). La bande médiane porte une série de très petites soies acrosticales. De chaque côté, entre les bandes latérales et la bande médiane, une rangée de soies dorsocentrales plus fortes. Latéralement, entre les bandes latérales et les paratergites, des soies supra-alaires non disposées en rangées distinctes, les externes plus longues, mais avec des soies intercalaires plus petites. Le long du bord latéral, le scutum porte trois saillies : « calus huméral », d'origine mixte (voir plus haut) en avant, calus préalaire juste avant l'insertion de l'aile (fig. 22-23 : capre), calus postalaire juste en arrière (d°, capos). Scutellum petit, semicirculaire, portant une rangée de longues soies marginales, mais dénudé sur le disque.

Postnotum grand, bien développé. Médiotergite dénudé, haut, convexe arrondi à l'apex, dépassant assez largement le scutellum en vue dorsale (fig. 22), séparé de celui-ci par une large aire sous-scutellaire membraneuse aussi haute que le scutellum (fig. 23 : assct). Latérotergite de grande taille, bombé, fortement saillant au-dessus du stigmate postérieur, nu ; grand axe légère-



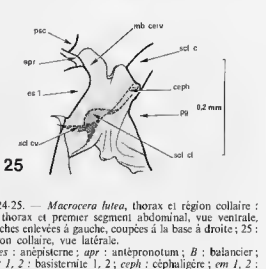


FIG. 24-25. — *Macrocera lutea*, thorax et région collaire : 24, thorax et premier segment abdominal, vue ventrale, hanches enlevées à gauche, coupées à la base à droite ; 25 : région collaire, vue latérale.

aes : anépisterne ; *apr* : antépronotum ; *B* : balancier ; *bast 1, 2* : basisternite 1, 2 ; *ceph* : céphaligère ; *em 1, 2* : épimère 1, 2 ; *es 1, 3* : épisterne 1, 3 ; *fur 1, 2, 3* : furca 1, 2, 3 ; *fust 1, 2, 3* : furcasternite 1, 2, 3 ; *H* : hanche ; *kes* : katépisterne ; *ltgt* : latérotergite ; *mb cerv* : membrane cervicale ; *pg* : postgène ; *prst 1, 2* : présternite 1, 2 ; *psc* : prescutum ; *pv mcx* : processus ventral mésocoxal ; *pv mtcx* : processus ventral métacoxal ; *scl c* : sclérite cervical ; *scl cv* : sclérite cervical ventral ; *St I* : sternite abdominal I ; *T I* : tergite abdominal I.

Source : MNHN, Paris

ment oblique de haut en bas et d'arrière en avant. Pas de séparation ana-katatergale.

Mésopleure formée d'un épisterne séparé de l'épimère par une suture pleurale fortement sinueuse, qui s'enfonce en son milieu en une fosse médiopleurale bien distincte (fig. 23 : fmp). Épisterne divisé en deux sclérites par la suture anapleurale. Anépisterne plus petit que le katépisterne, portant quelques longues soies à la marge dorsale, non fissuré longitudinalement. Katépisterne dénudé, faisant légèrement saillie ventralement au-dessus de l'insertion de la hanche médiane. Épimère fortement rétréci dans sa moitié ventrale, entre le katépisterne et le latérotergite.

Mésosternum réduit mais distinctement divisé en trois parties (fig. 24). Présternite en forme d'écusson antérieur à l'expansion ventrale des katépisternes. Basisternite réduit à une bandelette sagittale. Furcasternite mince, mais allongé, portant dorsalement les mésofurcae, qui s'enfoncent dans le thorax, et ventralement les processus mésocoxaux, larges et minces.

Métathorax. — Métanotum en mince arceau s'étendant d'un balancier à l'autre. Métapleure divisée en deux parties inégales par la suture métapleurale (fig. 23 : smtpl) : un métépisterne subquadrangulaire et un métépimère étroit et moins sclérifié. L'épisterne est lui-même incomplètement divisé par un sillon transversal en une étroite partie dorsale et une partie ventrale étendue, sans doute métanépisterne et métakatépisterne (voir plus haut). L'épimère vient en arrière au contact du premier sternite abdominal. Pas de soies métathoraciques. Le stigmate postérieur s'ouvre dans la membrane entre le latérotergite et le métépisterne. Métasternum (fig. 24) réduit à un furcasternite portant dorsalement les métafurcae et ventralement les processus métacoxaux. La partie externe des fosses métacoxales est formée par les marges ventrales des métépisternes.

Keroplatus tipuloides et *reaumurii* (fig. 26-28)

Thorax puissant et massif, peu arqué, un peu plus long que haut et à peine plus haut que large. La face sternale (fig. 28) a été illustrée chez *K. reaumurii*, faute de matériel suffisant de *K. tipuloides* au moment où le présent chapitre

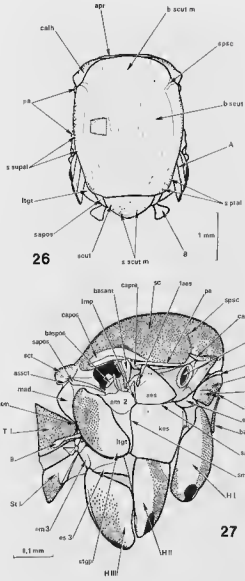


FIG. 26-27. — *Keroplatus tipuloides*, thorax : 26, vue dorsale ; 27, vue latérale, avec les hanches et le premier segment abdominal.

A : base de l'aile ; *aes* : anépisterne ; *apr* : antépronotum ; *assct* : aire sous-scutellaire ; *B* : balancier ; *basant* : basalaire antérieur ; *Bospos* : basalaire postérieur ; *bast 1* : basisternite 1 ; *b scut l* : bande scutale latérale ; *b scut m* : bande scutale médiane ; *calh* : callus huméral ; *capos* : callus postalaire ; *capre* : callus prétalaire ; *em 1, 2, 3* : épimère 1, 2, 3 ; *es 1, 3* : épisterne 1, 3 ; *faes* : fissure anépisternale ; *fmp* : fosse médiopleurale ; *H* : hanche ; *kes* : katépisterne ; *ltgt* : latérotergite ; *med* : médiotergite ; *mtm* : métanotum ; *pa* : paratergite ; *ppr* : post-pronotum ; *sapl* : suture anapleurale ; *sapos* : saillie postscutellaire ; *sc* : scutum ; *scl cv* : sclérite cervical ventral ; *sct* : scutellum ; *smp* : suture mésopleurale ; *smtpl* : suture métapleurale ; *spro* : suture propleurale ; *s psc* : suture présculale ; *s ptal* : soies postalaires ; *s scut m* : soies scutellaires marginales ; *s supal* : soies supra-alaires ; *St 1* : sternite abdominal 1 ; *stga* : stigmate antérieur ; *stgp* : stigmate postérieur ; *T 1* : tergite abdominal 1.

Source : MNHN, Paris

fut rédigé. La concordance des structures a été vérifiée ultérieurement, lorsque du matériel plus abondant a été disponible.

Prothorax relativement bien développé mais fortement reporté vers le bas. Antépronotum formé d'une mince bandelette dorsale dénudée, très réduite dorsalement, puis de deux lobes pronotaux, latéraux, couverts de longues soies. Postpronotum (fig. 27-28 ; ppr) réduit à un petit bourrelet coincé entre l'antépronotum et le calus huméral, celui-ci grand et saillant, englobant probablement des éléments postnotaux (fig. 26-27 : calh). Proépisterne saillant, un peu plus petit que le lobe pronotal, dont il est incomplètement séparé en arrière ; comme lui couvert de longues soies. Proépimère relativement grand, en dièdre triangulaire dont la marge ventrale relie le katépisterne mésothoracique à la base de la hanche antérieure et dont l'apex se situe au niveau de la suture anapleurale. Pas de pont précoxal, mais la propleure est proche du basisternite, dont elle n'est séparée que par un étroit espace membraneux. Prosternum : présternite réduit à une bandelette invaginée, presque entièrement dissimulée en vue dorsale par le basisternite, mais s'étendant latéralement, un peu élargie, jusqu'au niveau du proépisterne (fig. 28 : prstl). Basisterne grand, couvert de soies courtes, couchées et serrées, les latérales plus longues et la zone médiane dénudée (*K. tipuloides*), ou bien plus dispersées et plus uniformément réparties (*K. reaumurii*). En arrière, le basisternite est fortement soulevé en deux lobes latéraux, subparallèles à l'apex, à la face interne des hanches, chez *K. tipuloides* ; lobes moins saillants chez *K. reaumurii*. Un sillon sagittal effacé en avant. Furcasternite formant un petit triangle dépourvu de sillon médian (fig. 28 : fustl).

Mésothorax relativement aplati, mais le bord antérieur quasi-vertical. Préscutum à peine séparé du scutum par une amorce de suture prémédiane (fig. 26-27 : spsc). Paratergite mince et étroit (fig. 26-27 : pa). Ensemble prémédian-scutum présentant des bandes longitudinales sombres, non situées sur des saillies distinctes (pas de bandes chez *K. reaumurii*). Tout le disque couvert d'une pilosité rase, couchée ; seules les parties latérales portent des soies plus longues et plus serrées, notamment un groupe de supra-alaires au niveau de la base de l'aile. Calus préalaire (fig. 27 : capre) très distinct, postalaire mousse. Scutellum grand, triangulaire à angles arrondis, pileux sur le disque et portant des soies marginales plus longues.

Postnotum : médiotergite court et large, dénudé, anguleux à l'apex, ne dépassant pas le scutellum en arrière (fig. 26-27). Aire membraneuse sous-scutellaire réduite à une bandelette légèrement élargie sur la ligne médiane (fig. 27 : asset). Latérotergite très grand, très fortement saillant au-dessus de la région pleurale, masquant la base des balanciers et le stigmate postérieur ; pileux sur la moitié postérieure. Grand axe fortement oblique de haut en bas et d'arrière en avant.

Mésopleure très élargie, occupant la majeure partie de la face latérale du thorax, latérotergite exclu. Suture mésopleurale anguleuse au niveau d'une fosse médiopleurale peu marquée (fig. 27 : fmp). Anépisterne subtriangulaire, bombé, por-

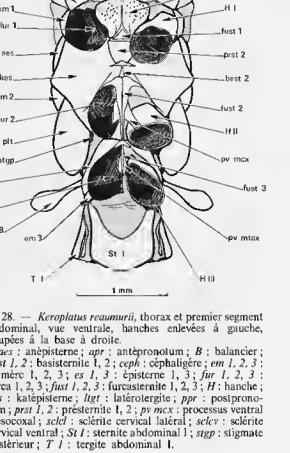


FIG. 28. — *Keroplatus reaumurii*, thorax et premier segment abdominal, vue ventrale, hanches enlevées à gauche, coupées à la base à droite.
aes : anépisterne ; *apr* : antépronotum ; *B* : balancier ; *bast 1, 2* : basisternite 1, 2 ; *ceph* : céphaligère ; *em 1, 2, 3* : épimère 1, 2, 3 ; *es 1, 3* : épisterne 1, 3 ; *fur 1, 2, 3* : furca 1, 2, 3 ; *fust 1, 2, 3* : furcasternite 1, 2, 3 ; *H* : hanche ; *kes* : katépisterne ; *ltgt* : latérotergite ; *ppr* : postpronotum ; *prst 1, 2* : présternite 1, 2 ; *pv mcx* : processus ventral mésocoxal ; *sclcl* : sclérite cervical latéral ; *sclcv* : sclérite cervical ventral ; *St 1* : sternite abdominal 1 ; *stgp* : stigmate postérieur ; *T 1* : tergite abdominal 1.

Source : MNHN, Paris

tant quelques longues soies dorsales fines et dressées. Une fissure anépisternale submarginale (fig. 27 : fae). Katépisterne large, peu bombé, normalement dénudé (un groupe dorsal de quelques microchètes sur l'exemplaire figuré) ; quadrangulaire à angles arrondis. Anépimère fortement rétréci sur les deux tiers ventraux, dénudé, portant un sillon transversal peu marqué au niveau de la fosse médiopleurale ; ventralement, ne laissant qu'un tout petit espace entre katépisterne et latérotergite.

Métathorax. — Métanotum réduit á une mince lame, cependant fortement sclérifiée, pour la plus grande part dissimulée sous la saillie médiotergale, mais légérement élargie latéralement. Métapleure divisée en deux parties par une suture incomplète. Métépisterne grand, plat, divisé longitudinalement par un sillon mousse. Métépimère étroit mais formant un angle avec le métépisterne. Stigmate postérieur grand, entiérement dissimulé par la saillie du latérotergite. Furcasternite (*K. reaumurii*) presque entiérement invaginé, formant extérieurement une lame sagittale mince. Métafurcae larges et aplaties, processus métacoxaux longs et étroits. La fosse métacoxale est limitée en avant et latéralement par le métépisterne, á l'angle postérieur par le métépimére ; en arriére, elle n'a pas de limites sclérifiées, mais se prolonge par une aire membraneuse jusqu'au bord antérieur du premier sternite abdominal (fig. 28).

Discussion

La lecture de l'exposé qui précède et l'examen des illustrations qui l'accompagnent montrent que le thorax des Keroplatidae est riche de détails morphologiques dont beaucoup peuvent être significatifs au niveau taxinomique de la sous-famille.

Arachnocampa s'oppose á *Macrocera* et *Keroplatus* par toute une série de caractéres : postpronotum non intégré au calus huméral, absence de présternite prothoracique, basiternite prothoracique étroit ; scutum avec une suture transverse bien développée, latérotergite étroit, á grand axe vertical, anépisterne dénudé, présence d'un pleurotrochantin, épimére peu rétréci ventralement, fortes soies métanotales latérales. Parmi ces caractéres, les suivants ne se retrouvent jamais chez les autres Keroplatidae et peuvent donc servir á définir les Arachnocampinae : suture transverse développée presque jusqu'á la bande dorsocentrale ; latérotergite étroit et á grand axe vertical ; mésépimére large ventralement et surplombant une partie du stigmate postérieur.

Macrocera se caractérise par le postpronotum entiérement fusionné au calus huméral, la grande taille de l'aire membraneuse sous-scutellaire et l'absence de fissure anépisternale. Tous les Macrocerinae possédent ces états de caractéres, mais seul le premier leur est propre, car quelques Keroplatinae ont une aire sous-scutellaire encore plus développée (groupe *Heteropterna*) et beaucoup de genres alliés á *Keroplatus* ont une fissure anépisternale réduite (voir analyse des caractéres, A.2.2.6.).

Plus encore qu'*Arachnocampa*, *Keroplatus* est isolé par de nombreux caractéres : basisternite cilié, proépisterne transverse, á peine plus grand que le proépimére ; calus huméral trés développé, médiotergite anguleux, beaucoup plus court que le latérotergite, celui-ci trés grand, fortement oblique, non rétréci dorsalement, saillant au-dessus du stigmate postérieur, qu'il dissimule, katépisterne étendu et quadrangulaire, fosse médiopleurale peu marquée, sillon divisant le mésépimére en une zone anépimérale et une zone katépimérale ; métapleure nettement plus large que haute, métépisterne incomplétement séparé du métépimére, territoire métanépisternal aussi étendu que le katépisterne mésothoracique.

Nous étudierons dans l'analyse des caractéres (A.2) les divers états de ces caractéres chez le vaste groupe des Keroplatinae. Il apparaît cependant qu'ils sont hautement variables d'un genre á l'autre et que seule la forme de la métapleure, bien plus large que haute, aussi large que le katépisterne, puisse être retenue pour caractériser le thorax des Keroplatinae.

AILES

L'aile est certainement l'organe imaginal le mieux étudié chez les Insectes, et ce depuis le plus longtemps. C'est aussi presque uniquement á l'aile que se limitent les données fossiles pré-

Source : MNHN, Paris

tertiaires dont nous disposons. C'est dire l'importance à lui attribuer, mais aussi le nombre de termes qui ont été affectés tant aux sclérites de son articulation basale qu'à ses nervures proprement dites. On trouvera ci-dessous les principaux noms appliqués à la région basalaire et aux nervures, qui par commodité seront traitées séparément.

Région basalaire

L'analyse des ouvrages diptérologiques de base tels que ceux de Crampton (1942), Séguy (1951, 1959), Hennig (1973), McAlpine (1981) comme de traités généraux de morphologie (Snodgrass, 1935 ; Matsuda, 1970), montre que nos connaissances sur la structure de la région basalaire des Diptères ne reposent en fait que sur un nombre très limité d'exemples : les genres *Tipula* (Tipulidae) (Rees & Ferris, 1939 ; Mickoleit, 1962), *Tabanus* (Tabanidae) (Crampton, 1942 ; Bonhag, 1949) et accessoirement *Musca* (Muscidae) (Snodgrass, 1935). Les monographies consacrées à la systématique des diverses familles renferment sans doute quelques données sur cette région, mais parmi celles que j'ai eues à ma disposition, seuls les articles d'Owen (1977) sur *Culiseta* (Culicidae) et de Ke Chung Kim & Cook (1966) sur *Sphaerocera* (Sphaeroceridae) étaient dans ce cas.

À ma connaissance, la structure basalaire n'a été décrite chez les Mycetophiloidea que par moi-même (Matile, 1962) chez *Speolepta* (Mycetophilidae). Encore ce travail souffre-t-il d'une mauvaise interprétation du troisième sclérite axillaire et des plaques médianes : il ne saurait être d'une utilité autre que descriptive. Beaucoup de noms ont été donnés aux diverses sclérifications de la base de l'aile. En dehors de leur propre système, Crampton, Séguy et McAlpine ont cité des synonymes de certaines structures, mais rarement les mêmes. On trouvera donc ci-après (tabl. 1) un tableau comparatif de cette nomenclature. À sa lecture, on constatera que si les noms sont variés, la seule divergence réside dans l'interprétation des troisième et quatrième sclérites axillaires.

Pour Séguy, le troisième axillaire est le sclérite le plus basal, articulé au thorax et commandant la mise au repos de l'aile. Pour Crampton, McAlpine et tous les auteurs cités au premier paragraphe de cette introduction, il s'agit là en fait du quatrième axillaire, le troisième étant le plus distal, en relation avec les bases des nervures anale et cubitale (le quatrième axillaire de Séguy). La plaque médiane antérieure de Matile (1962) correspond à celle de Hamilton

Tableau I. — Équivalence des principales sclérifications de la région basalaire selon les auteurs.

Crampton, 1942	Séguy, 1951, 1959	McAlpine, 1981
Tegula (épaulette)	*Tegula*	*Tegula* (épaulette, plaque costale)
Basicosta	*Basicosta*	*Basicosta* (subépaulette, plaque humérale)
Sclérite axillaire 1 (notoptéral, notal)	*Sclérite axillaire 1* (pseudocostal, thoracique)	*Plaque axillaire 1*
Sclérite axillaire 2 (intraalaire)	*Sclérite axillaire 2* (radiomédian)	*Plaque axillaire 2*
Sclérite axillaire 3 (basanal)	*Sclérite axillaire 4* (medigium, anal)	*Plaque axillaire 3*
Sclérite axillaire 4 (adanal)	*Sclérite axillaire 3* (intermédiaire)	*Plaque axillaire 4*
Plaque médiane	*Plaque médiane postérieure*	*Plaque médiane proximale*
	Plaque médiane antérieure brachiolum (radialis)	*Plaque médiane distale* plaque médiane *sensu* Hamilton, 1971 et seq.

Source : MNHN, Paris

(1971, 1972a, b, c) mais non à l'interprétation classiquement admise ; il s'agit en fait de la partie proximale élargie du tronc radial et donc du brachiolum de SÉGUY. La vraie plaque médiane antérieure de *Speolepta* est représentée par l'un des éléments interprétés dans mon article comme le troisième sclérite axillaire. La nomenclature de MCALPINE sera celle suivie ici : elle est notamment en accord avec celle de SNODGRASS et de MATSUDA ; en outre, MCALPINE est le seul à avoir énuméré les *rapports* des différents sclérites, et donc le moyen de les reconnaître :

La basicosta est le sclérite immédiatement basal à la base de la costale. Entre la basicosta et le thorax se trouve la tegula. Le sclérite sous-costal (représenté, mais non nommé, par CRAMPTON et SÉGUY) est coincé entre la basicosta et la base de la radiale. Le premier sclérite axillaire (je préfère « sclérite » à « plaque » en raison des formes très variées de ces pièces) se situe entre le sclérite sous-costal et le thorax. Le deuxième sclérite axillaire s'articule à la base avec le premier, en avant avec la base de la radiale, en arrière avec le troisième axillaire, ventralement avec le processus thoracique pleural. Le troisième sclérite axillaire s'articule avec le processus thoracique notal, la base de la nervure cubitale et celle de l'anale et le deuxième axillaire. Le quatrième sclérite axillaire (parfois absent) n'est pas homologue aux trois autres : basal au troisième axillaire, entre celui-ci et le thorax, il s'agit d'une portion apicale détachée du processus notal postérieur (SNODGRASS, 1935).

Arachnocampa luminosa (fig. 30)

Alule et cuilleron alaire en continuité, ne formant pas de lobe distinct, pas d'incision alulaire ni de cuilleron thoracique. Costale non élargie à la base en un costagium. Basicosta peu développée, en arc de cercle. Sclérite sous-costal en dièdre, son bord antérieur accolé au bord postérieur de la basicosta. Tegula longue et mince, oblique vers le thorax. Premier sclérite axillaire petit et arrondi. Brachiolum peu élargi. Radiale fortement décrochée et rétrécie au niveau de l'aculus. Deuxième axillaire formant une petite plaque articulée avec, en plus du premier axillaire, le brachiolum en avant, le troisième axillaire en arrière. Ce dernier, subfalciforme, s'articule avec le deuxième axillaire, le sclérite interprété ici comme la plaque médiane proximale et un petit sclérite subvertical, fortement sclérifié, qui représente probablement le quatrième axillaire.

Région basalaire postérieure peu membraneuse, au contraire fortement sclérifiée. La plaque médiane distale occupe son emplacement habituel, basalement au secteur cubital. Par contre, entre la base du tronc radial et la marge du cuilleron, s'étendent deux sclérites larges et forts, séparés par un sillon très marqué. Sur la figure, j'interprète l'antérieur comme la plaque médiane proximale (pmp), puisqu'il est en rapport avec le secteur radial et le troisième sclérite axillaire. Le deuxième, postérieur, est probablement une sclérification secondaire du cuilleron ou du cordon alaire avec lequel il est d'ailleurs en continuité ; il est appelé ici sclérite du cuilleron (scl cui).

Macrocera lutea (fig. 32)

Alule très réduite ; cuilleron alaire relativement grand, pas de cuilleron thoracique. Incision alaire nette. Costale élargie à la base, formant un costagium distinct. Basicosta peu développée, triangulaire arrondie. Tegula petite, falciforme. Sclérite sous-costal bien développé, accolé à un brachiolum fortement élargi, saillant. Radiale nettement décrochée au niveau de l'aculus, mais non rétrécie. Premier sclérite axillaire réduit, en forme de petit tubercule saillant. Au contraire, deuxième axillaire grand, allongé, muni de deux prolongements basaux : un antérieur très mince qui le relie au premier axillaire et une crête postérieure atteignant le troisième axillaire. Le deuxième axillaire s'articule aussi, à l'apex, avec la plaque médiane proximale. Troisième et quatrième axillaires petits et peu distincts. Par ailleurs, un sclérite mince, en forme de s, relie le troisième axillaire au bord externe du cordon alaire ; il sera nommé ici sclérite du cuilleron (scl cui), comme chez *Arachnocampa*. Les plaques médianes proximale et distale prolongent respectivement les secteurs radial et cubito-anal.

Keroplatus tipuloides (fig. 34)

Alule en continuité avec le cuilleron alaire, par contre incision alulaire très profonde, ses marges

Source : MNHN, Paris

légèrement sclérifiées. Cuilleron alaire marqué par une frange de soies plus longues et plus serrées. Pas de cuilleron thoracique. Basicosta bien développée, formant un bourrelet en arc de cercle. Tegula apparemment absente. Sclérite sous-costal grand, en dièdre à arête arrondie, articulé avec la basicosta, la base de la radiale et le premier sclérite axillaire. Base de la radiale très fortement élargie en brachiolum avant son extrémité basale ; décrochement radial faible, sans rétrécissement de la nervure. Premier axillaire allongé ; deuxième particulièrement bien sclérifié, subvertical, seule sa marge visible dorsalement, en rapport avec le premier et le troisième axillaire et le brachiolum, qui porte à son niveau une face verticale aussi fortement sclérifiée, l'ensemble évoquant un condyle articulaire. Quatrième axillaire également subvertical, mais moins sclérifié, étroit en vue dorsale.

Région post-radiale : plaque médiane distale dans sa position habituelle à la base du secteur cubito-anal. En arrière, un fort sclérite allongé est relié en dehors à cette plaque, en dedans à l'épaississement du radius, et se continue par un cordon alaire renforcé. Ce sclérite et le cordon alaire englobent ainsi une aire membraneuse. Le sclérite en question est interprété sur la figure comme une plaque médiane proximale basalisée, en partie fusionnée avec un sclérite du cuilleron, lui-même en continuité avec le cordon alaire épaissi.

Discussion

Il semble que l'interprétation de la région basalaire doive être menée avec la plus grande prudence, notamment celle des sclérites axillaires. Je les ai notés ici uniquement en fonction de leur position par rapport aux secteurs costal et radial, telle qu'elle a été définie par McAlpine. Cependant, cette région complexe paraît subir nombre de sclérifications secondaires et de fusions, tandis que Séguy (1959) note que les sclérites axillaires sont également susceptibles de se diviser en plusieurs fragments. Ces modifications sont sans doute à attribuer au rôle mécanique de cette région, et je ne suis pas certain que les quatre sclérites soient homologues dans les trois genres.

Il en va de même pour la plaque médiane proximale. Ainsi, d'après Snodgrass (1952), elle ne serait qu'une expansion du troisième sclérite axillaire. Or on constate que chez *Macrocera*, selon mon interprétation, elle est en rapport avec le deuxième sclérite, et bien éloignée du troisième, dont les relations sont pourtant conformes avec celles définies par McAlpine. Il faut bien ici que l'une des interprétations soit fausse, ou qu'il n'y ait pas homologie.

On remarquera le grand renforcement de la partie postérieure de la région basalaire chez *A. luminosa* et *K. tipuloides* ; il n'existe pas chez *K. reaumurii*, espèce nettement plus petite que les précédentes : on peut soupçonner ici une adaptation à la taille. Par contre, l'absence d'incision et de lobe alulaires, ainsi que celle du costagium, opposent nettement *Arachnocampa* à *Macrocera* et *Keroplatus*. On notera aussi le fort décrochement du secteur radial, accompagné de constriction au niveau de l'arculus, chez *Arachnocampa*, *Keroplatus*, quant à lui, se singularise par l'absence apparente de tegula. Chez ce genre, la costale prend naissance très près du thorax, et ce sclérite a peut-être fusionné avec la basicosta ou la pleure thoracique.

Nervation

L'interprétation de la nervation alaire des Diptères demeure controversée : j'aurai l'occasion d'en discuter plus en détail dans la Partie phylogénétique de la présente révision (analyse des caractères, A.4.5). On suivra ici la nomenclature de Hennig (1954, 1968, 1973), qui diffère notamment de celle adoptée par McAlpine en ce qui concerne l'interprétation de la petite nervure radiale et de la branche antérieure de la fourche dite « cubitale »[11]. Cette démarche n'est pas une prise de position *a priori* en faveur de telle ou telle origine d'une nervure. Elle a pour but de faciliter la comparaison avec les ouvrages de Hennig, qui sont fondamentaux pour la compréhension des hypothèses de phylogénie émises à propos des Diptères. On trouvera figure 29 le plan de base de l'aile des Diptères tel qu'il a été reconstitué par Hennig à partir des documents fossiles et actuels.

J'ai adopté dans cette Partie morphologique, comme dans la Partie systématique (et les fi-

11. Hutson, Ackland & Kidd (1980) ont tourné ce problème en parlant de fourches antérieure et postérieure.

Source : MNHN, Paris

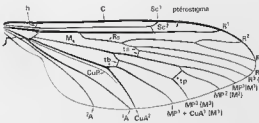


FIG. 29. — Plan de base de la nervation alaire des Diptères. Les synonymes les plus usités ont été mis entre parenthèses. D'après Hennig (1954), modifié.

gures correspondantes), une numérotation simplifiée des nervures basses : M1, M2, M4 et Culb.

La nomenclature complète est donnée sur la figure 29 et dans la Partie phylogénétique, au chapitre du plan de base de l'aile des Mycetophiloidea (A.4.5.1, p. 426). Toujours dans un but comparatif, et comme pour les sclérites basalaires, je donne également un tableau d'équivalence de quelques nervures, ou sections de nervures, significatifs dans l'étude des Keroplatidae, d'après quelques auteurs ayant abordé ce groupe (tabl. 2). STEFFAN (1966) en a donné un autre plus particulièrement axé sur les Sciaridae, qui complètera le mien. Rappelons que COMSTOCK (1918) a publié un tel tableau d'équivalence pour des auteurs plus anciens.

TABLEAU 2. — Équivalence des principales nervures et sections de nervures chez certains auteurs ayant étudié les Keroplatidae.

EDWARDS, 1925	SÉGUY, 1940	HENNIG, 1954	COLLESS & MCALPINE 1970	HUTSON *et al.*, 1980	VOCKEROTH, 1981
Sc1	sc1	sc1	Sc1	Sc1	Sc
Sc2	sc2	sc2	Sc2	Sc2	sc-r
R1	R1	r1	R1	R1	R1
R4	R2 + 5	r4	R2 + 3	R4	R2 + 3
R5	MA1	r5	R4 + 5	R5	R5
r-m	RM	ta	r-m	r-m	r-m
fusion Rs-M	fusion Rs-m	m + r	fusion Rs-M1 + 2	fusion r-m	fusion Rs-M1 + 2
M1 + 2 (M1)	MA2a	m1	M1	br. ant. f. méd.	M1
M3	Ma2b	m2	M2	br. post. f. méd.	M2
m-cu	M-Cu	tb	vraie base de M3 + 4	transv. post.	bm-cu
Cu1	CuA1a	m4	M3 + 4	br. ant. f. post.	CuA1
Cu2	CuA1b	cu1b	CuA	br. post. f. post.	CuA2
—	CuA2	cu2	CuP	—	CuP
An	1A	1a	1A	n. anale	A1
Ax	2A	2a	2A	n. axillaire	A2

Arachnocampa luminosa (fig. 31)

Aile étroite, plus courte que l'abdomen, l'angle anal très ouvert, proche de 180°. Membrane uniformément recouverte de microtriches sur les deux faces. Frange alaire très courte.

Costale (C) longue, atteignant l'apex de l'aile, mais ne dépassant pas celui de R5. Sous-costale (Sc1) longue, rectiligne ; sc2 présente, peu sclérifiée, proche de la petite transverse humérale (h). Radiale antérieure (R1) allongée, subrectiligne, se jetant sur la costale largement après le milieu de l'aile, aux deux tiers de la longueur de celle-ci. Rameau basal de la radiale postérieure (Rs) se détachant de R1 avant le niveau du milieu de Sc1. Pas de fusion radiomédiane ni de fourche radiale postérieure. Nervure R5 se terminant en arrondi sur la costale, à l'apex de l'aile, son trajet sinueux et très éloigné de R1 et de C sur presque toute sa longueur. Cellule basale grande, divisée en deux parties, l'antérieure plus longue que la postérieure, par une nervure rectiligne bien sclérifiée assimilée ici au secteur basal de la médiane. L'apex de la cellule basale est fermé par trois transverses, l'antérieure (ta), la basale (tb) et la médiocubitale (mcu). Transverse basale

Source : MNHN, Paris

perpendiculaire à M, formant un angle ouvert avec la transverse médiocubitale. Fourche médiane à pétiole court, ses branches M1 et M2 parallèles à l'apex. Nervure M4 légèrement et régulièrement courbée. Nervure Culb subrectiligne, puis fortement courbée à l'apex, se terminant presque perpendiculairement à la marge de l'aile. Cu2 faible mais longue, se terminant dans l'aisselle de la courbure apicale de Culb. Première anale (A1) atteignant la marge de l'aile, deuxième anale (A2) courte, réduite à une trace.

Ciliation, face dorsale : des macrochètes sur C et tout le secteur radial. Face ventrale : toutes les nervures nues sauf la costale.

Macrocera lutea (fig. 33)

Aile aussi longue que le corps sans les antennes ; large, l'angle anal proche de l'angle droit. Membrane uniformément recouverte de microtriches sur les deux faces. Frange alaire courte.

Costale atteignant l'apex de l'aile et dépassant celui de R5. Sous-costale (Sc1) se jetant sur la costale au niveau de l'apex de la cellule basale. Sc2 peu distincte et proche de la petite transverse humérale (h). Radiale antérieure (R1) allongée, subrectiligne, se jetant sur la costale largement après le milieu de l'aile. Le rameau basal de la radiale postérieure (Rs) se détache de R1 un peu après le niveau du milieu de Sc1 ; il fusionne sur un court trajet avec la base de M1+2 pour former la fusion radiomédiane (frm). Pétiole de la fourche radiale (R4+5) formant avec R5 une courbe régulière à peu près continue. Petite radiale (R4) courte, oblique, peu sclérifiée, se terminant sur la costale avant le milieu de l'intervalle R1-R5. Nervure R5 se terminant nettement avant l'apex de la costale et rapprochée de celle-ci sur la totalité de son trajet. Cellule basale grande, divisée en deux par la base de la médiane (M), qui persiste sous forme de nervure sclérifiée nettement effacée à l'apex, légèrement à la base. Cellule basale fermée à l'apex par deux transverses seulement, la basale (tb) et la médiocubitale (mcu). Transverse basale fortement oblique, formant un angle très ouvert avec mcu. Fourche médiane à pétiole court, mais plus long que la fusion radiomédiane. Nervures M1 et M2 parallèles sur la plus grande partie de leur trajet. Nervure M4 fortement courbée à la base vers Culb, puis subparallèle à M2. Culb régulièrement courbée, très largement divergente d'avec M4. Cu2 se prolongeant, progressivement effacée, jusqu'au niveau de l'apex de la fusion radiomédiane. Première anale (A1) longue, atteignant la marge de l'aile, sa partie apicale parallèle au trajet de Culb. Deuxième anale (A2) réduite à une trace basale.

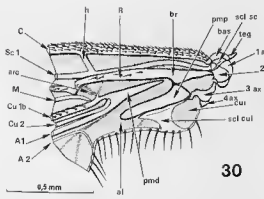
Ciliation, face dorsale : des macrochètes sur C, l'apex de Sc1, R1 presque à partir de l'arculus, R4+5, R4, R5, les branches de la fourche médiane, M4 sauf à la base, Culb. Face ventrale : des macrochètes sur C, l'apex de R1 et la moitié apicale de R4+5 et R5.

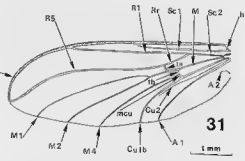
Keroplatus tipuloides (fig. 35)

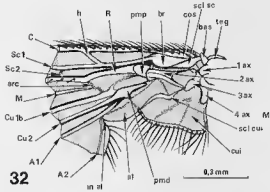
Aile large, aussi longue que l'abdomen. Angle anal très ouvert. Membrane uniformément couverte de microtriches sur les deux faces. Frange alaire très courte. Lobe anal avec des macrochètes rares et dressés, très fins, sur la face dorsale.

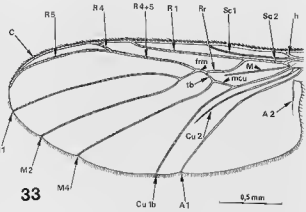
Costale (C) mince, pas plus épaisse que la plupart des autres nervures ; courte, se terminant bien avant l'apex de l'aile et un peu après celui de R5. Sous-costale (Sc1) longue, se terminant sur la costale au niveau du milieu de l'aile. Sc2 présente, courte, très proche de la transverse humérale (h). Radiale antérieure (R1) très longue, se terminant au niveau des trois quarts de l'aile ; rectiligne du niveau de la transverse humérale à celui de l'apex de la petite radiale. Rameau basal de la radiale postérieure (Rs) se détachant de R1 après le niveau du milieu de la sous-costale. Fusion radiomédiane (frm) longue, environ double de la longueur du pétiole de la fourche médiane. R4+5 et R5 formant chacune un angle à leur base. Petite radiale (R4) très courte, se terminant un peu avant l'apex de R1, dans laquelle elle se jette. Nervure R5 se terminant sur la costale un peu avant l'apex de celle-ci. Fourche médiane à pétiole court, ses branches (M1 et M2) nettement divergentes à l'apex. Transverse basale (tb) peu oblique, formant un angle ouvert avec la transverse médiocubitale (mcu). Cellule basale non divisée en deux par une nervure ou un pli. Nervure M4 peu courbée, largement divergente d'avec Culb, celle-ci fortement courbée, se terminant presque perpendiculairement à la marge de l'aile. Cu2 longue et fine, prolongée jusqu'à l'aisselle de la courbure de

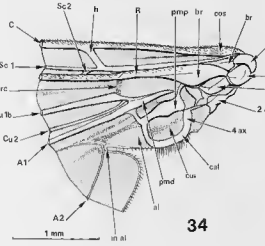
Source : MNHN, Paris











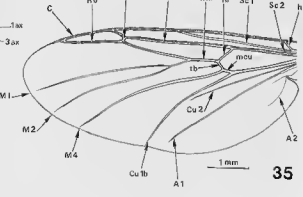


FIG. 30-35. — Aile : 30, *Arachnocampa luminosa*, région basalaire ; 31, ♂, nervation, face dorsale ; 32, *Macrocera lutea*, région basalaire ; 33, ♂, nervation face dorsale ; 34, *Keroplatus tipuloides*, région basalaire ; 35, ♂, nervation, face dorsale.

A : secteur anal ; *al* : alule ; *arc* : arculus ; *ax 1, 2, 3, 4* : sclérites axillaires 1, 2, 3, 4 ; *bas* : basicosta ; *br* : brachiofurn ; *C* : secteur costal ; *cal* : cordon alaire ; *cos* : costagium ; *Cu* : secteur cubital ; *cui* : cuilleron alaire ; *frm* : fusion radiomédiane ; *h* : transverse humérale ; *M* : secteur médian ; *mcu* : transverse médiocubitale ; *pmd* : plaque médiane distale ; *pmp* : plaque médiane proximale ; *Sc* : secteur sous-costal ; *scl cui* : sclérite du cuilleron ; *scl sc* : sclérite sous-costal ; *ta* : transverse antérieure ; *tb* : transverse basale ; *teg* : tegula.

Source : MNHN, Paris

Culb. Première anale (A1) longue et fine, légèrement anguleuse au milieu, effacée à l'apex juste avant la marge de l'aile. Deuxième anale (A2) relativement longue, son trajet subparallèle au bord de l'aile. Un pli annexe entre A1 et A2.

Ciliation, face dorsale : des macrochètes courts et serrés en plusieurs rangées sur la costale, toute la radiale antérieure, R4+5 sauf à la base, et R5. Face ventrale : toutes les nervures nues sauf la costale.

Discussion

L'examen des figures met immédiatement en évidence les grandes différences existant entre *Arachnocampa* et les deux autres genres étudiés. C'est en raison de ces différences qu'*Arachnocampa luminosa* a été tout d'abord classé dans les Bolitophilidae, et notamment à cause de la présence de la transverse antérieure (ta, r-m d'EDWARDS et de HARRISON, 1966), et de l'absence corrélative de fusion radiomédiane. On notera que dans le sous-genre *Campara* (fig. 252), cette transverse est en position proximale par rapport à la transverse basale (tb), alors qu'elle lui est distale chez *Arachnocampa s. str.*

D'autres caractéristiques d'*Arachnocampa* sont l'absence de la petite radiale R4, la grande distance entre R5 et la costale, l'alignement des transverses basale et médiocubitale, et la costale ne dépassant pas l'apex de R5. Il existe quelques genres de Keroplatidae chez lesquels R4 est absente, mais comme je l'ai déjà souligné (MATILE, 1981a), chez aucun d'entre eux il n'y a un tel éloignement des nervures R5 ou C, au niveau de l'emplacement où devrait se trouver R4 (*cf.* fig. 259, 268, 416, 423). Chez *Arachnocampa*, R5 aboutit sur la costale bien au-dessous d'une ligne imaginaire tracée du milieu du secteur basalaire à la marge apicale et passant par la base de R5. Chez ces autres genres, au contraire, l'apex de R5 se trouve bien au-dessus de cette ligne. De même, si l'alignement des transverses tb et mcu se réalise chez certains Keroplatinae, et surtout chez les Macrocerinae (voir analyse des caractères, A.4.5.11), il ne se fait pas en position subverticale, comme c'est le cas chez *Arachnocampa*, mais en position oblique ou subhorizontale. Par contre, la terminaison de la costale à l'apex de R5 est relativement répandue dans la famille (A.4.5.2).

On a longtemps opposé les Macrocerinae aux Keroplatinae par la convergence, chez les premiers, des bases des nervures M4 et Culb, ainsi que par la fermeture de l'angle anal (EDWARDS, 1925, 1929c ; MATILE, 1973a). J'ai fait remarquer par la suite que l'angle anal était largement ouvert chez un genre de Macrocerinae, *Robsonomyia* (fig. 423), et que M4 et Culb étaient parallèles à la base chez le Macrocerinae péruvien décrit plus loin dans le nouveau genre *Vockerothia* (fig. 394). *Macrocera* se caractérise aussi, par rapport aux deux autres genres étudiés, par la ciliation partielle du secteur radial à la face ventrale de l'aile ; ce caractère est exceptionnel chez les *Keroplatini*, très fréquent chez les *Orfeliini* (voir analyse des caractères, A.4.5.20). Aucun de ces trois caractères ne peut donc servir à isoler les Macrocerinae des deux autres sous-familles, mais notons que les deux premiers ne se rencontrent jamais chez les Arachnocampinae et les Keroplatinae ; ils peuvent donc servir à définir la majorité des Macrocerinae.

Enfin, *Keroplatus* se singularise par le raccourcissement de R5, la terminaison de R4 sur R1 et la brièveté de la frange alaire. Ces caractères sont plus ou moins répandus chez les Keroplatinae, le plus rare étant la position de R4 sur R1 (voir analyse, A.4.5.8), mais ils ne sont pas les plus fréquents et sont donc inutilisables au niveau de la sous-famille.

BALANCIERS

L'origine et la fonction des balanciers des Diptères sont maintenant bien connues. Ailes métathoraciques réduites et hautement spécialisées, ils assurent la stabilité du vol. D'après MCALPINE & MUNROE (1968), ils représenteraient, à l'origine, une adaptation à l'essaimage aérien. Sur le plan morphologique, les balanciers sont très uniformes au sein des Diptères. Cependant, la nature et la répartition des sensilles du scabellum demanderaient à être étudiées. À ma connaissance, rien n'a été écrit de particulier sur les balanciers des Mycetophiloidea depuis BRAUNS (1938), qui traite de quelques espèces de Sciaridae sur le plan purement descriptif. On sait

Source : MNHN, Paris

depuis longtemps que ces organes sont réduits ou absents chez certains Sciaridae aptères ou brachyptères. J'ai signalé la réduction des balanciers chez la femelle brachyptère du Macrocerinae *Macrocera crozetensis* (MATILE, 1975b ; *cf.* fig. 348-349). Les balanciers sont réduits à un bouton minuscule chez les femelles aptères d'un genre inédit d'*Orfeliini* du Népal (fig. 1123).

Arachnocampa luminosa (fig. 36)

Balancier bien développé, plus long que le premier segment abdominal. Scabellum peu globuleux, petit, muni d'une crypte sensorielle partiellement invaginée se prolongeant le long de la base du pédicelle. Pédicelle long et mince sur la plus grande partie de son trajet, légèrement élargi avant le capitule ; celui-ci globuleux, puis obtus à l'apex, où il est moins sclérifié. Pédicelle et capitule portant de nombreux macrochètes, mais ceux-ci absents dans la zone moins sclérifiée du capitule.

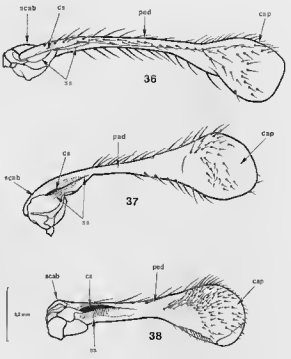


FIG. 36-38. — Balanciers, vue latérale . 36, *Arachnocampa luminosa* ; 37, *Macrocera stigma* ; 38, *Keroplatus reaumurii*. *cap* : capitule ; *cs* : crypte sensorielle ; *ped* : pédicelle ; *scab* : scabellum ; *ss* : sensilles.

Macrocera lutea (fig. 23 ; fig. 37, *M. stigma*)

Balancier bien développé, plus long que le premier segment abdominal. Scabellum globuleux, muni de sensilles externes et d'une crypte sensorielle invaginée. Pédicelle mince à la base, progressivement élargi pour se continuer par un capitule globuleux. Des macrochètes marginaux sur le pédicelle et dispersés sur le capitule.

Keroplatus tipuloides (fig. 27 ; fig. 38, *K. reaumurii*)

Balancier court et massif, plus court que le premier segment abdominal. Scabellum globuleux. Pédicelle à peine moins large que le scabellum, portant une crypte sensorielle invaginée allongée sur plus de la moitié de la longueur du pédicelle lui-même. Capitule épais, portant une zone apicale moins sclérifiée bien distincte, parfois invaginée. Quelques soies pédicellaires longues, capitule avec de nombreuses soies courtes et couchées, absentes sur la zone apicale.

Discussion

Les balanciers des Keroplatidae sont manifestement construits sur le même modèle, et les différences observées semblent de nature clinale. On remarquera la tendance au raccourcissement et à l'épaississement chez *Keroplatus*, mais de nombreux autres Keroplatinae ont des balanciers de type *Arachnocampa-Macrocera*.

PATTES

HUTSON, ACKLAND & KIDD (1980) et VOCKEROTH (1981) ont énuméré les principales modifications susceptibles d'affecter les pattes des Mycetophiloidea : processus et brosses coxales de certains Mycomyinae (Mycetophilidae), éperons fémoraux de quelques Sciophilinae du genre *Leptomorphus* (♂), zones sensorielles des tibias I, éventuellement des tibias II chez quelques Gno-

Source : MNHN, Paris

ristinae (d°), éperons et peignes tibiaux, disposition des microchètes et des macrochètes, etc. Les pattes portent chez cette superfamille de très nombreux caractères significatifs aux différents échelons de la hiérarchie linnéenne, mais particulièrement à celui du genre.

McALPINE (1981) a souligné que le petit segment apical du tarse, ou acropode, avait été considéré à tort comme appartenant au cinquième tarsomère : il est plus probablement homologue du dactylopodite des Crustacés, et sera traité à part dans le présent travail.

Dans leur énumération des caractères généraux des Mycetophiloidea (Sciaridae exclus), HUTSON *et al.* et VOCKEROTH citent l'absence de pulvilles. En fait elles existent, bien développées, chez la plupart des Keroplatidae Macrocerinae (EDWARDS, 1925, 1929c ; MATILE, 1973a, 1981a) et il n'y a pas lieu de penser qu'elles ne soient pas homologues aux pulvilles présentes chez de nombreux autres Diptères.

J'ai suggéré que la disposition régulière des microchètes tibiaux était un état évolué de caractère, apparu à de nombreuses reprises dans le groupe des Mycetophiloidea (MATILE, 1978b) et que le plan de base de la répartition des peignes tibiaux était de 1 : 2 : 2 (MATILE, 1981a, 1982a ; voir analyse des caractères, A.3.3.4). Les variations portant sur la disposition des microchètes et des macrochètes tibiaux des Keroplatidae, auxquelles EDWARDS (1929c) a fait largement appel dans son démembrement du complexe *Orfelia*, semblent très fréquemment sujettes au parallélisme et ne seront évoquées en détail qu'au niveau des genres et des groupes de genres.

Arachnocampa luminosa (fig. 39-46 ; hanches : fig. 20)

Pattes longues et fines, les antérieures et les médianes aussi longues que le corps sans les antennes, les postérieures plus longues (voir habitus, fig. 248).

Hanches (fig. 20) toutes environ de même longueur et de même largeur, longues comme l'anépisterne et le katépisterne ensemble. Hanches I avec des soies antérieures et antéro-externes longues et courtes, auxquelles s'ajoutent un petit groupe de postéro-externes subapicales et une paire de postérieures apicales. Hanches II avec des soies externes le long de la marge antérieure, des soies dispersées sur la moitié apicale de la face antérieure et un petit groupe de postéro-externes comme sur les hanches antérieures. Hanches III avec des soies externes dans la moitié apicale et un petit groupe de postérieures apicales. Pas de méron visible sur la hanche II (à moins qu'il ne soit représenté par le petit sclérite interprété plus haut comme un pleurotrochantin). Trochanters bien sclérifiés, ciliés ventralement.

Fémurs longs, moins de deux fois plus larges que les tibias. Fémurs antérieurs un peu plus courts que les médians, ceux-ci bien plus courts que les postérieurs, chaque fémur environ aussi long que l'ensemble hanche-thorax au niveau de son insertion. Tous les fémurs portent des soies couchées, les ventrales plus longues que les autres. Toute la moitié ventrale dénudée, sauf une rangée submédiane de soies (fig. 39 : zdv). Cependant, les très petits microchètes qui couvrent la face dorsale sont également présents sur la zone dénudée ventrale.

Tibias longs et minces, portant des microchètes courts, serrés, irrégulièrement disposés. Tibias antérieurs un peu plus longs que leurs fémurs, portant quelques macrochètes antéro-externes et postéro-externes largement séparés les uns des autres. Apex faiblement échancré au niveau de l'insertion de l'éperon unique, celui-ci aussi long que la largeur apicale du tibia (fig. 40). Au-dessus de l'éperon, une crypte sensorielle renferme de nombreuses soies courtes et transparentes (fig. 40 : cs), mais il n'y a pas de véritable peigne tibial. Quelques macrochètes apicaux dorsaux. Tibias II et III bien plus longs (1,47 fois) que leurs fémurs respectifs, portant chacun une

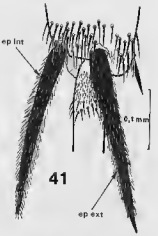
FIG. 39-50. — Pattes : 39, *Arachnocampa luminosa*, apex du fémur II et base du tibia, vue paraventrale ; 40, d°, apex du tibia I ; 41, d°, apex du tibia III ; 42, d°, région médiane du tibia II, vue latérale ; 43, d°, apex du tarse I, vue ventrale ; 44, griffe I, vue latérale ; 45, d°, griffe II, vue latérale ; 46, d°, apex du tarse II, vue ventrale ; 47, *Macrocera lutea*, fémur I, vue paraventrale ; 48, d°, apex du tibia I ; 49, d°, apex du tibia II ; 50, d°, dernier tarsomère et acropode II, vue ventrale.

cs : crypte sensorielle ; *emp* : empodium ; *ep* : éperon ; *ep ext* : éperon externe ; *ep int* ; éperon interne ; *epv* : épines ventrales ; *gr* : griffe ; *pa* : peigne antérieur ; *plutr* : plaque unguitractrice ; *pulv* : pulville ; *zdv* : zone dénudée ventrale ; *zsv* : zone sensorielle ventrale.

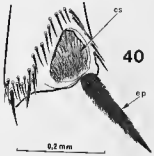
Échelles communes pour les fig. 44-46 et 49-50.

Source : MNHN, Paris

39

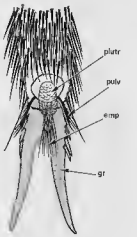


41



40

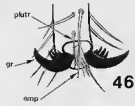
42



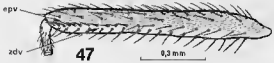
43

44

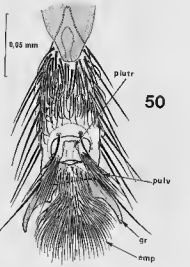
45



46

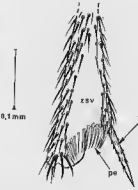


47



50

49



48

Source : MNHN, Paris

paire d'éperons. Éperons internes aussi longs que les externes, environ doubles de la largeur apicale des tibias (fig. 41). Tibias II et III avec quelques macrochétes externes, antéro-externes, antérieurs et postérieurs (fig. 42). Pas de peignes tibiaux, mais quelques soies apicales plus fortes que les autres (fig. 41).

Tarses cylindriques, presque filiformes. Tarse I beaucoup plus long que le tibia correspondant, surtout chez le mâle (mâle : 2,8 fois ; femelle : 2,2). Basitarse (protarse) I plus long à lui seul que le tibia (mâle : 1,6 fois ; femelle : 1,1). Tarses II et III proportionnellement moins longs, mais quand même plus longs que leurs tibias respectifs (1,4 et 1,3 fois). Basitarses I et II avec deux rangées de quelques macrochétes ventraux, les tarsomères suivants sans macrochétes sauf un apical. Tarse III : basitarse et deuxième tarsomère avec, en plus des macrochétes ventraux, quelques externes. Tarsomères 3 et 4 avec quelques macrochétes externes et ventraux, 5 sans macrochétes.

Acropodes. — Acropode antérieur (fig. 43) à plaque unguitractrice allongée, bien visible. Empodium pulvilliforme mais petit, bien plus court que les griffes. Pulvilles réduites à deux petits faisceaux latéraux plus courts que l'empodium. Griffes longues, atteignant plus du double de la largeur apicale du tarsomère 5, fortement spinuleuses à la base (fig. 44). Acropodes II (fig. 46) et III à empodium semblable au I, mais plaque unguitractrice plus petite, en partie dissimulée. Pulvilles absentes, griffes beaucoup plus petites, à peine égales à la largeur apicale du tarsomère 5, également spinuleuses à la base (fig. 45).

Macrocera lutea (fig. 47-50 ; hanches : fig. 23)

Pattes longues et fines, plus longues que le corps sans les antennes.

Hanches longues et fortes, les antérieures plus minces que les médianes et les postérieures et un peu plus longues que la plus grande hauteur des pleures thoraciques (fig. 23). Hanches II et III plus courtes et plus larges, les postérieures étant les plus courtes, subégales à la plus grande hauteur du katépisterne. Hanches I avec de longues soies antéro-externes, II avec des externes et des antéro-externes dans la moitié apicale et quelques soies postérieures préapicales. Hanches III avec des soies externes dispersées le long de la marge postérieure et quelques longues postérieures dans la moitié apicale. Pas de méron visible. Trochanters distincts, ciliés ventralement.

Fémurs allongés, l'antérieur d'un tiers plus court que le II, celui-ci un peu plus court que le III, mais aussi long que la plus grande hauteur thorax + hanches. Tous les fémurs avec de longues soies dispersées, disposées en rangées relativement régulières, les soies ventrales pas plus longues que les dorsales. Également de trés petits microchétes sur toute la surface, sauf à la face ventrale, où s'étend sur toute la longueur une zone de cuticule presque entièrement dénudée (fig. 47 : zdv). Chez le mâle, le tiers apical de la rangée de soies qui borde antérieurement cette zone dénudée est modifiée en une série de spinules plus sombres et plus épaisses qui jouent probablement un rôle dans l'accouplement (fig. 47 : epv).

Tibias longs et minces, à soies courtes, couchées, irrégulièrement disposées, dépourvus de macrochétes saillants. Tibias antérieurs subégaux aux fémurs, fortement encochés à l'apex de la marge ventrale, où s'insére un éperon unique, aussi long que la largeur apicale du tibia (fig. 48). Au-dessus de l'insertion de cet éperon, existe une zone triangulaire ventrale entiérement dénudée ; elle est bordée à l'apex par une rangée de longues soies fines et transparentes formant un peigne antérieur (fig. 49 : pa). L'apex du tibia I porte du côté opposé à l'éperon quelques microchétes plus forts et plus sombres que ceux qui couvrent le reste du tibia. Tibias II un peu plus longs que les fémurs correspondants (1,2 fois), III beaucoup plus longs (1,6 fois). Tibias II et III chacun avec une paire d'éperons, les externes aussi longs que les internes, un peu plus longs que la largeur apicale des tibias. Pas de peignes apicaux mais quelques soies plus fortes (fig. 49).

Tarses cylindriques, presque filiformes, plus longs que les tibias correspondants, les basitarses d'environ un tiers plus courts que les tibias. Tous les tarses portent des soies couchées, irrégulièrement disposées, sans macrochétes saillant de la villosité.

Acropodes (fig. 50) tous semblables. Plaque unguitractrice bien visible mais peu développée. Pulvilles petites, formées de deux touffes de soies fines, peu distinctes. Empodium bien développé, pulvilliforme, plus long que les griffes, celles-ci petites et portant une dent sub-basale mousse (fig. 50 : gr).

Source : MNHN, Paris

Keroplatus tipuloides (fig. 51-57 ; hanches : fig. 27)

Pattes pas plus longues que le corps, relativement épaisses (*cf.* fig. 644, habitus).

Hanches (fig. 27) courtes et massives, la face externe et la postérieure formant un dièdre dont l'arête est antérieure. Hanches I et III aussi longues que l'ensemble anépisterne+katépisterne, hanches II un peu plus courtes. Ciliation courte, couchée, serrée. Hanches I et II ciliées sur toute leur surface, sauf à la face postéro-externe ; soies apicales plus longues. Cependant, les hanches II portent quelques courtes soies postérieures au-dessus de l'insertion du trochanter. Hanches III ciliées sur les deux tiers de la face externe, quelques soies postérieures apicales. Pas de mèron visible. Trochanters courts, ciliés sur presque toute leur surface.

Fémurs longs et épais, les antérieurs un peu plus courts que les autres, qui sont aussi longs que le thorax est haut. Tous les fémurs portent des soies courtes, couchées, serrées, les ventrales pas plus longues que les dorsales. Pas de bande dénudée ventrale (fig. 51).

Tibias portant tous des microchètes disposés en rangées régulières et serrées formant, à faible grossissement, des lignes noires continues. Entre ces rangées serrées s'intercalent des rangées de microchètes plus longs, plus minces et largement séparés les uns des autres (fig. 52). Tibia I plus court que le fémur (0,8 fois), dépourvu de macrochètes, non encoché au niveau de l'insertion de l'éperon unique, celui-ci un tiers plus long que la largeur apicale du tibia (fig. 53). Pas de zone sensorielle ventrale, mais un peigne antérieur formé de chètules fins, serrés, peu sclérifiés (fig. 53 : pa). Tibias II et III pas beaucoup plus longs (1,16 fois) que leurs fémurs respectifs, portant une rangée ventrale et une rangée pos-

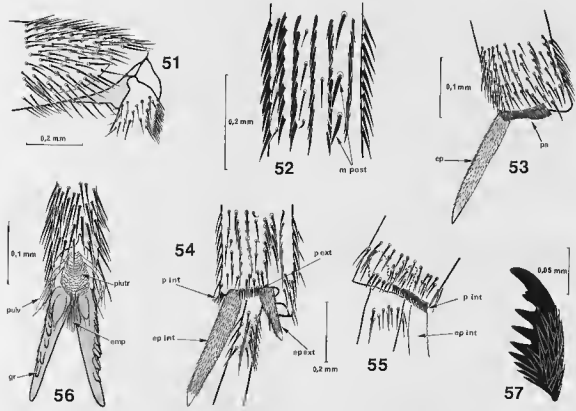


FIG. 51-57. — *Keroplatus tipuloides*. pattes : 51, apex du fémur I, vue latérale ; 52, région médiane du tibia II, vue postérieure ; 53, apex du tibia I, vue externe ; 54, apex du tibia II, vue externe ; 55, d°, vue interne ; 56, apex du dernier tarsomère et acropode II, vue ventrale ; 57, griffe II, vue latérale.
emp : empodium ; *ep* : éperon ; *ep ext* : éperon externe ; *ep int* : éperon interne ; *gr* : griffe ; *m post* : macrochètes postérieurs ; *pa* : peigne antérieur ; *p ext* : peigne externe ; *p int* : peigne interne ; *plutr* : plaque unguitractrice ; *pulv* : pulville.

Source : MNHN, Paris

térieure de macrochètes relativement courts, plus dressés que les microchètes. Chaque tibia porte ventralement une paire d'éperons dont l'interne est presque deux fois plus long que la largeur apicale du tibia et dont l'externe, n'atteint pas le tiers de l'interne (fig. 54). Tibia II avec un peigne externe réduit à quelques soies entre les deux éperons et un peigne interne occupant toute la largeur du tibia (fig. 54-55). Sur le tibia III, le peigne externe occupe non seulement l'espace entre les éperons, mais encore une grande partie de la marge apicale du tibia ; peigne interne comme celui du tibia II.

Tarses cylindriques, non filiformes. Tarses I un peu plus longs que l'ensemble fémur + tibia, le basitarse à lui seul 1,6 fois la longueur du tibia. Sauf sur les tarsomères 5, microchètes allongés en rangées serrées alternant avec des rangées espacées, comme sur les tibias. Pas de macrochètes en dehors des apicaux. Tarses II-III un peu plus courts que l'ensemble fémur + tibia. Macrochètes alignés, y compris sur les tarsomères 5. Basitarses avec deux rangées de macrochètes ventraux, les tarsomères suivants sans macrochètes en dehors des apicaux.

Acropodes (fig. 56) tous semblables. Plaque unguitractrice bien développée. Pulvilles petites, réduites à deux minces touffes latérales. Empodium pulvilliforme mais réduit, pas plus long que les pulvilles. Griffes fortes, larges, fortement spinuleuses ventralement, plus longues que la largeur apicale du dernier tarsomère (fig. 57).

Discussion

Les caractères énumérés ci-dessus permettent de souligner l'existence de nombreuses différences entre les trois genres envisagés. *Arachnocampa* et *Macrocera* ont notamment en commun la longueur et la finesse des pattes, les hanches planes, la présence d'une bande fémorale dénudée, la disposition irrégulière des microchètes tibiaux, l'absence de peignes tibiaux II-III (un peigne antérieur chez *Macrocera*, pas de peigne chez *Arachnocampa*).

Macrocera se singularise par le grand développement de l'empodium et des pulvilles, ces dernières étant cependant présentes à l'état de rudiments chez *Arachnocampa* et *Keroplatus*. Il se distingue aussi de ces deux genres par la réduction de la taille des éperons et les griffes non spinuleuses ventralement. Les épines fémorales modifiées chez le mâle sont également caractéristiques.

Si par la structure des pattes *Keroplatus* s'oppose considérablement au groupe *Arachnocampa-Macrocera*, il faut souligner que les Keroplatinae ne sont pas homogènes sur ce point et présentent de nombreuses variations portant sur la vestiture tibiale, le nombre et l'éventuelle réduction des peignes et des éperons, etc. (voir analyse des caractères, A.3.3). De même, d'autres Macrocerinae que les *Macrocera* possèdent des microchètes tibiaux disposés en rangées régulières (*Srilankana*), ou de longs éperons (*Schlueterimyia, Hesperodes, Kelneria, Paramacrocera*), ou des pulvilles réduites (*Srilankana*), tandis que les spinules fémorales mâles ne sont présentes que chez quelques espèces seulement de *Macrocera*.

Comme je l'ai mentionné plus haut, les caractères des pattes des Keroplatidae semblent largement soumis aux parallélismes. Ils auront surtout de la valeur au niveau des relations intergénériques et seront donc discutés plus en détail dans la Partie phylogénétique de la présente révision.

ABDOMEN

Préabdomen

Le préabdomen des Diptères est fondamentalement formé des segments I à VIII mais, particulièrement dans les groupes les plus évolués, le postabdomen en annexe et modifie un certain nombre de segments apicaux. Le nombre primitif de stigmates abdominaux est de huit. Ce nombre subsiste chez certains Nématocères appartenant aux Tipulidae, Chironomidae, Thaumaleidae et Bibionidae, ainsi que chez les Brachycères Orthorrhaphes des familles Rhagionidae, Mydidae, Apioceridae et Asilidae (Crampton, 1942 ; McAlpine, 1981). Young (1921) a fait remarquer le premier que le nombre le plus courant de stigmates abdominaux chez les Dip-

Source : MNHN, Paris

tères était de sept, le huitième disparaissant souvent ; c'est le cas chez les Sciaridae et les Mycetophilidae qu'il avait étudiés. Le même auteur a souligné la tendance du premier segment abdominal à diminuer de taille par rapport aux suivants, et celle du tergite I à fusionner plus ou moins complètement avec le II, leurs limites devenant parfois méconnaissables ; ils forment alors un « syntergite » I-II. La réduction du premier sternite de certains Mycetophiloidea a été signalée par VOCKEROTH (1981), ainsi que l'absence éventuelle dans ce groupe du premier stigmate abdominal, voire même du deuxième.

HUTSON, ACKLAND & KIDD (1980) notent que chez les Mycetophiloidea (Sciaridae exclus) l'abdomen est le plus souvent étroit à la base, avec sa largeur maximale au milieu, alors que chez certains Keroplatidae c'est à l'apex qu'il est le plus large. Chez le mâle, il existe le plus souvent huit segments non modifiés, mais ce nombre peut se réduire à sept chez des Ditomyiidae et des Mycetophilidae Sciophilinae, et même à six chez des membres de cette dernière sous-famille. Chez les femelles, le préabdomen ne compte que sept segments prégénitaux non modifiés.

Il est un point de morphologie qui a été pratiquement passé sous silence dans la littérature : l'insertion thoraco-abdominale. Bien que YOUNG ait intitulé son travail de 1921 «Attachment of the abdomen to the thorax in Diptera », il ne fait aucune allusion à la différence fondamentale entre Sciaridae et Mycetophilidae, qui ressort parfaitement de ses illustrations comme de celles de SHAW (1948b) et de SHAW & SHAW (1951). L'insertion thoraco-abdominale a cependant été évoquée par TUOMIKOSKI (1966c), qui souligne que les Keroplatidae, les Lygistorrhinidae et les Mycetophilidae ont une insertion de même type. Chez tous les Sciaridae, le métanotum s'enfonce en doigt de gant dans la cavité abdominale, et la partie postérieure du métépimère est recouverte par la membrane intersegmentaire. Aucune autre famille de Mycetophiloidea ne présente cet état de caractère, fort utile pour reconnaître les Sciaridae aptères, dont le pont oculaire est souvent régressé. STEFFAN (1966) mentionne cette insertion particulière dans la partie morphologique de sa révision générique des Sciaridae néarctiques, mais aucune clé récente des familles de Mycetophiloidea n'en fait état. Ce point de morphologie très important au niveau hiérarchique des familles sera étudié en détail dans la Partie phylogénétique de la présente monographie (p. 379).

En dehors de cette structure, les données réunies par les différents auteurs cités plus haut permettent d'énumérer quelques éléments du plan de base du préabdomen des Keroplatidae : cylindrique, comptant huit segments non modifiés chez le mâle, sept chez la femelle ; segment I plus court que le II, les suivants subégaux jusqu'au huitième ; membrane intersegmentaire thoraco-abdominale n'englobant pas le métanotum ; sept stigmates abdominaux.

Arachnocampa luminosa (fig. 58-60 ; segment I : fig. 21, 59)

Préabdomen très allongé, mince, cylindrique, les tergites et les sternites portant de courtes soies couchées. Presque filiforme chez le mâle, plus arrondi chez la femelle, plus étroit à l'apex qu'à la base dans les deux sexes.

Mâle (fig. 58-59). — Segment I beaucoup plus court que les suivants, les II-VI bien développés, beaucoup plus longs que larges, les VII-VIII de longueur décroissante. Sternite I quadrangulaire, aussi long que le tergite, non encoché à la base (fig. 21 : st1). Tous les autres sternites de même longueur que leurs tergites, mais beaucoup plus étroits. Pré-tergite II peu développé, à peine visible sous forme d'une crête sclérifiée sous le bord postérieur du tergite 1. Pré-sternite II en bandelette médiane, séparée du post-sternite par une zone membraneuse à limites indistinctes. Des stigmates abdominaux sur les membranes pleurales des segments I à VII.

Femelle (fig. 60). — Comme le mâle jusqu'au segment VII, les suivants annexés à l'ovipositeur, mais segment VIII presque entièrement libre.

Macrocera lutea (fig. 61-63 ; segment I : fig. 24, 62)

Préabdomen allongé, cylindrique, non élargi à l'apex. Tergites et sternites portant de longues soies fines. Mince chez le mâle, plus large chez la femelle.

Mâle (fig. 61-62). — Tergite I plus court que les II-IV, I et V subégaux, VI-VIII de longueur décroissante, le segment VIII en grande partie rétracté dans le précédent, dont seul son apex

Source : MNHN, Paris

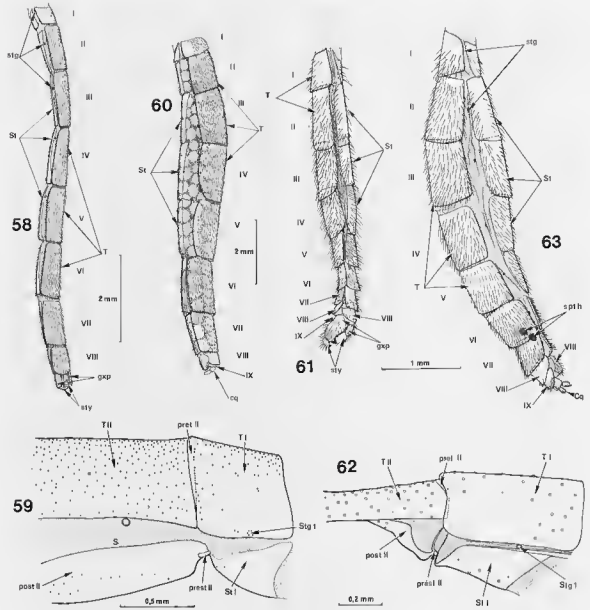


FIG. 58-63. — Abdomen : 58, *Arachnocampa luminosa*, mâle, vue latérale ; 59, ♂, segments abdominaux I-II, vue latérale ; 60, ♂, femelle, vue latérale ; 61, *Macrocera lutea*, mâle, vue latérale ; 62, *M. fasciata*, mâle, segments abdominaux I-II ; 63, *M. lutea*, femelle, vue latérale.
cq : cerques ; *gxp* : gonocoxopodites ; *post II* : post-sternite II ; *prést II* : pré-sternite II ; *prét II* : pré-tergite II ; *spth* : spermathèques ; *St* : sternites ; *stg* : stigmates ; *sty* : gonostyles ; *T* : tergites ; *I ... IX* : segments I à IX.

dépasse légèrement. Sternites de même longueur que les tergites, sauf le premier, réduit, triangulaire à base antérieure (fig. 24). Tergites plus larges que les sternites jusqu'au segment IV, V et VI subégaux, segments VII et VIII à sternites plus larges que les tergites. Pré-tergite II en forme d'étroite bande sclérifiée, un peu plus large dorsalement, non séparée du post-tergite par une aire membraneuse. Pré-sternite II en étrier mince, un peu élargi sur la ligne médiane, où le post-sternite s'articule avec lui par une sorte d'ergot ; pré-sternite séparé latéralement du post-sternite par une large zone membraneuse bien délimitée (fig. 62, *M. fasciata*). Membrane pleurale portant des stigmates sur les segments I à VII.

Source : MNHN, Paris

Femelle (fig. 63). — Tergites de proportions relatives comme chez le mâle. Sternite I un peu mieux développé (comp. fig. 61 et 63), les sternites II à VII de même longueur que leurs tergites, mais le VI et le VII étroits, réduits à une plaque ventrale à peine rebordée sur les côtés. Stigmates comme chez le mâle.

Keroplatus tipuloides (fig. 64-66 ; segment I : fig. 65 ; fig. 28, *K. reaumurii*)

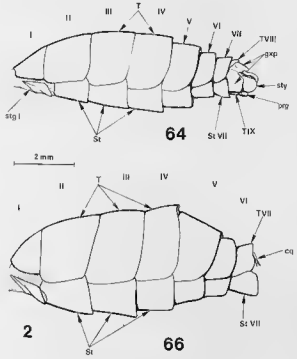
Préabdomen ovale et non cylindrique, court et massif, les segments II à V aussi larges et aussi hauts que le thorax. Tergites et sternites portant de très nombreuses soies fines et couchées. Segments terminaux plus étroits et moins hauts que les précédents.

Mâle (fig. 64-65). — Tergite I environ un tiers plus court que les suivants. Sternite I plus petit que les sternites suivants, très largement encoché à la base (fig. 28, *K. reaumurii*). Prè-tergite et pré-sternite II bien sclérifiés, formant chacun un arceau étroit, articulé au post-tergite et au post-sternite à leurs bords latéraux seulement, le reste séparé de ces sclérites par une étroite bande membraneuse. Pré-tergite enfoncé sous le bord postérieur du tergite I (fig. 65). Segments II-IV très grands, les tergites et les sternites étroitement imbriqués. Segment V un peu plus court que les précédents, les VI et VII plus courts que le I. Sternites II-VII aussi longs que leurs tergites mais beaucoup moins hauts. Segment VIII presque entièrement rétracté dans le VII, seul l'apex du tergite VIII visible. Pas de stigmate abdominal I, des stigmates sur la membrane pleurale des segments II à VII.

Femelle (fig. 66). — Comme chez le mâle, mais le tergite I proportionnellement plus court et le sternite I plus long. Stigmates comme chez le mâle.

Discussion

L'étude du préabdomen des trois genres montre qu'*Arachnocampa* ne s'écarte du plan de base mentionné plus haut que par la réduction de



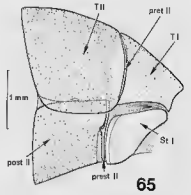


FIG. 64-66. — *Keroplatus tipuloides*, abdomen : 64, mâle, vue latérale ; 65, d^{0}, segments abdominaux I-II, vue latérale ; 66, femelle, vue latérale.
cq : cerques ; *gxp* : gonocoxopodites ; *post II* : post-sternite II ; *prèst II* : pré-sternite II ; *prèt II* : pré-tergite II ; *prg* : proctigère ; *spth* : spermathèques ; *St* : sternites ; *stg* : stigmates ; *sty* : gonostyles ; *T* : tergites ; *I ... IX* : segments I à IX.

Source : MNHN, Paris

longueur des segments VII et VIII. *Macrocera* montre une étape ultérieure de ce morphocline avec la réduction des segments VI à VIII, ce dernier étant rétracté dans le VII. L'étape ultime de cette réduction est représentée par *Keroplatus*, chez lequel le segment V est plus court que le IV. De même, *Arachnocampa* se distingue des autres genres par le sternite I non réduit, entier dans les deux sexes. *Keroplatus* est surtout caractérisé par l'absence du premier stigmate abdominal, la sclérification du prè-sternite et du pré-tergite II et le grand développement des segments II-IV. La plupart des autres espèces du genre, toutefois, ne possèdent pas le dernier caractère : leur abdomen est cylindrique, comme d'ailleurs celui de presque tous les Keroplatidae (voir analyse des caractères, A.5.1).

Postabdomen mâle

Étant donné l'importance accordée aux genitalia mâles dans l'étude des Mycetophiloidea, en particulier dans le présent travail, j'ai tenté d'extraire des travaux de Hennig (1973), Munroe (1974) et surtout McAlpine (1981) des données permettant d'en reconstituer le plan de base chez les Diptères. On peut l'énoncer de la façon suivante :

— Un tergite IX en arceau, de longueur proche de la moitié du tergite VIII.

— Un sternite IX également en arceau, de même longueur que le tergite IX et relié à celui-ci par une aire membraneuse.

— Un tergite X beaucoup plus court que le IX.

— Un sternite X oblique et encoché.

— Une paire de surstyles articulés latéralement sur le tergite X.

— Une paire de cerques, de part et d'autre de l'anus.

— Un épiprocte peu développé, dorsal à l'anus.

— Un hypoprocte ventral à l'anus.

— Une paire de gonopodes formés d'une paire de gonocoxopodites, basaux, en forme de tubes cylindriques ou cylindro-coniques ouverts à la base, et d'une paire de gonostyles distaux aussi longs que les gonocoxopodites, simples, tubulaires, ouverts à la base.

— Une paire d'apodèmes gonocoxaux dirigés vers le segment prégénital et se détachant de la marge dorsobasale des gonocoxopodites.

— Un édéage médian divisé en un basiphallus et un distiphallus renfermant un endophallus ramifié en trois tubes se terminant chacun par un gonopore.

Ces conditions primitives représentent les genitalia hypothétiques de l'ancêtre commun des Diptères (fig. 67) et ne se rencontrent évidemment jamais toutes ensemble.

La terminologie suivie est celle de McAlpine, mais j'utiliserai le terme de phallosome pour désigner l'ensemble formé par l'édéage et les apodèmes qui le soutiennent. La synonymie des pièces génitales mâles des Diptères est si lourde que j'ai renoncé à établir un tableau comparatif :

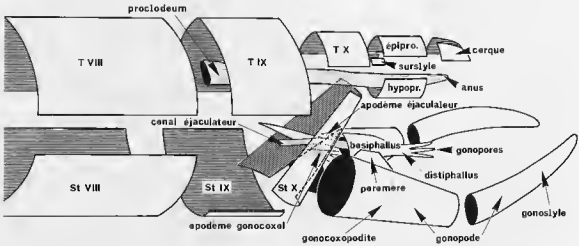


Fig. 67. — Organisation du plan de base de l'appareil génital mâle des Diptères.

Source : MNHN, Paris

ainsi, pour les Culicidae, HARBACH & KNIGHT (1980) énumérent près de 30 synonymes pour les seuls paramères ! J'ai jugé préférable de montrer figure 68 le plan de base élaboré et la nomenclature de ses différentes parties, ce qui permettra d'établir les équivalences nécessaires. Ce plan de base appelle un certain nombre de remarques :

Tergite IX (épandrium). — Pour MUNROE (1974), ce tergite est ainsi numéroté par pure convention. Il pourrait aussi bien s'agir du tergite X, le IX ayant disparu, ou encore d'un syntergite résultant de la fusion du IX et du X. MUNROE n'a pas tenu compte du fait qu'il existe un tergite X distinct, impair, en arceau, chez les Trichoceridae et certains Ptychopteridae, ainsi que chez les Brachycères Orthorrhaphes de la famille des Rhagionidae. Le plan de base des Diptères doit donc inclure un tergite IX et un tergite X distincts l'un de l'autre.

GRIFFITHS (1972) pense que le sclérite classiquement baptisé « tergite IX » chez les Cyclorrhaphes n'est pas homologue de l'épandrium des Orthorrhaphes. Pour lui, il s'agit d'un «périandrium » provenant de la croissance vers le haut et de la fusion dorsale d'une partie des gonocoxopodites. Cette opinion, qui était à l'origine celle de HENNIG (1936), est fortement contestée (*cf.* HENNIG, 1976a et b ; MATSUDA, 1976 ; ANDERSSON, 1977), encore qu'elle ait été adoptée par BOUDREAUX (1979) ; de toutes façons, elle ne modifie pas notre hypothèse de plan de base, puisqu'elle ne concerne que les Cyclorrhaphes.

Tergite X et styles. On vient de voir qu'à l'origine le tergite X devait être distinct du IX, et qu'il persiste dans cet état chez quelques Orthorrhaphes. Il est alors le plus souvent très étroit et peu sclérifié. Sa tendance à fusionner avec le tergite IX paraît mise en évidence par l'aspect que ces tergites prennent chez *Platypezina* (Aschiza, Platypezidae), tels qu'ils sont figurés par MCALPINE (1967). On y voit un tergite IX incomplétement fusionné avec le X, tandis que les surstyles sont bien développés et articulés latéralement au tergite X.

Les surstyles sont donc à l'origine des appendices du tergite X ; ils ne persistent sous cette forme que chez les Bittacomorphinae, où la présence d'un tergite X a échappé à CRAMPTON (1942) et quelques autres Ptychopteridae, et de rares Orthorrhaphes. La rédaction du paragraphe consacré au tergite X et aux surstyles par MCALPINE (1981) est ambiguë, comme je l'ai noté en 1986. En fait, l'auteur n'est pas certain que ceux des Muscomorpha, notamment, ne proviennent que des appendices surstylaires d'un tergite X primitif, que d'un tergite X réduit ou bien encore d'une fusion de ces deux pièces (MCALPINE, *comm. pers.*, 1989). Je reviendrai sur ce point lors de l'analyse des caractères (A.6.2), mais disons déjà que mon interprétation de 1986, où les deux lobes dorsaux situés sur le territoire X chez *Arachnocampa* étaient considérés comme des surstyles, sera abandonnée ici en faveur d'un tergite X fissuré.

Sternite X. — D'après MCALPINE (1981), ce sclérite s'articule, dans sa condition primitive, avec la marge postérieure du sternite IX (hypandrium) en avant, la marge antérieure de l'hypoprocte en arrière, les marges du tergite X ou des surstyles latéralement. Il est souvent réduit ou membraneux et ne peut alors se séparer de l'hypoprocte. Chez la plupart des Diptères, il a migré vers la face dorsale de l'hypopyge et s'associe au tergite IX (épandrium) ; il prend alors le nom de plaque épandriale ventrale.

Cerques. — Embryologiquement parlant, les cerques sont des appendices du segment XI, situés entre la base des paraproctes et l'épiprocte. On admet généralement aujourd'hui, après CRAMPTON (1942), qu'il n'y a pas de véritables paraproctes chez les Diptères. Selon HARBACH & KNIGHT (1980), les paraproctes des Culicidae représentent « apparemment une partie des cerques » ; en raison de leur position, je serais tenté de les assimiler aux surstyles (ce terme semble inconnu de HARBACH & KNIGHT). D'après MCALPINE, la condition primitive des cerques est représentée par deux lobes ciliés entre lesquels s'ouvre l'anus.

Gonopodes. — MCALPINE a résumé les deux théories contradictoires portant sur ces organes, homologues des gonopodes des Thysanoures pour les uns, ou résultant de l'évolution des paramères pour les autres. Sans vouloir me lancer dans une discussion qui dépasserait de beaucoup le cadre du présent travail, je me rallierai comme MCALPINE à la première théorie, ne serait-ce que parce qu'elle est la plus économique, comme l'a souligné MACKERRAS (1970).

Gonocoxopodites. — Les appendices basaux des gonopodes, ou gonocoxopodites (ou encore gonocoxites), sont le plus souvent reliés ventralement ; mais ils peuvent demeurer indépendants, par exemple chez les Tipulidae du genre *Nephro-*

Source : MNHN, Paris

toma (SNODGRASS, 1935), et dans ce cas les genitalia sont fermés ventralement par une zone membraneuse. Chez *Trichocera* (*cf.* fig. 1135, p. 456), les gonocoxopodites sont reliés l'un à l'autre par une paire d'apophyses ventrales (NEUMANN, 1958). MATSUDA (1976) a assimilé ces apophyses à des volsellae, mais ces processus ne sont nullement associés à l'édéage et à ses paramères : le terme de volsellae ne semble pas pouvoir être employé à leur propos.

Gonostyles. — Ni HENNIG (1973) ni MCALPINE (1981) ne se sont prononcés sur l'état primitif de ces appendices des gonocoxopodites. Pour MUNROE (1974), il est représenté par deux tubes cylindriques simples, mais cet auteur n'argumente pas son opinion. BRUNDIN (1966) affirme que le plan de base des Nématocères comporte des gonostyles (dististyles) doubles, divisés en un gonostyle ventral (interne), portant des soies caractéristiques, et un gonostyle dorsal (externe), chacun s'articulant séparément sur les gonocoxopodites (basistyles). BRUNDIN parvient à cette conclusion en analysant la structure des gonostyles chez les Chironomidae Podonominae et en utilisant comme groupe extérieur de comparaison (« *outgroup* ») les Tipuloidea. Chez ceux-ci, en effet, les gonostyles sont souvent doubles et bien séparés. Les Tipuloidea étant de toute évidence, dans l'ensemble, plus plésiomorphes que les Chironomoidea, il en conclut que l'état bifide est le plus primitif. Cependant, CRAMPTON faisait remarquer dès 1942 que « bien que la division du « dististyle » en un dististyle externe et un dististyle interne soit assez caractéristique des Tipulidae, elle ne se produit que rarement en dehors de cette famille de Nématocères, bien que certains Trichoceridae et le Tanyderidae fossile *Macrochile* aient un dististyle fourchu, du type duquel les dististyles séparés peuvent avoir évolué par un approfondissement de la fourche et la séparation de ses bras ».

Les Mecopteroidea chez lesquels les gonopodes sont divisés en gonostyles mobiles sur les gonocoxopodites (Mecoptera et Trichoptera) ont des gonostyles simples. Le morphocline constitué par un gonostyle unique devenant fourchu, puis se divisant en deux bras, paraît beaucoup plus logique que celui proposé par BRUNDIN, qui implique l'apparition brusque de gonostyles doubles chez l'ancêtre des Diptères, suivi d'une réduction, dans de nombreux cas, à des appendices simples, suivant un processus de fusion. Les conclusions phylogénétiques de BRUNDIN demandent donc à être revues en fonction de cette nouvelle polarité du « morphocline dististyles ».

En ce qui concerne les genitalia mâles des Mycetophiloidea, ils sont étudiés depuis plus d'un siècle dans une optique systématique, mais le stade purement descriptif n'a guère été dépassé. Il existe cependant un travail relativement détaillé sur leur morphologie comparée, la thèse d'Elizabeth FISHER (1937). Comme celle-ci ne fut jamais publiée, il me paraît important de résumer et de commenter ici les observations d'ordre général qu'elle contient.

Segment IX. — Les gonocoxopodites des Mycetophiloidea peuvent être séparés ou plus ou moins réunis. Le premier état est celui de *Symmerus* (Ditomyiidae) ou de certains membres du complexe *Orfelia* (Keroplatidae). FISHER reconnaît deux types différents dans le deuxième état, le « type *Macrocera* » et le « type en cupule » (*cup-type*). Dans le premier, le sternite IX et les gonocoxopodites sont réunis pour ne former qu'un seul sclérite, le zygosternum, mais les différents territoires demeurent reconnaissables. Les gonocoxopodites sont réunis à la base par une partie plus étroite qui pour FISHER appartient au sternite IX. À l'apex, ils émettent un « pont » entourant la base des gonostyles. De ce pont se détache une paire d'apodèmes articulés à l'édéage ; ces apodèmes peuvent parfois provenir de la partie médiobasale des gonocoxopodites. Ce type n'existe pas que chez *Macrocera* : FISHER le cite aussi chez les Keroplatidae des genres *Platyura, Palaeoplatyura, Isoneuromyia* et *Cerotelion*, ainsi que chez les Bolitophilidae et les Sciaridae.

Dans le type cupuliforme, les territoires du sternite et des gonocoxopodites ne sont plus reconnaissables : le zygosternum forme une cupule ouverte en avant et en arrière, dont le couvercle est formé par le tergite IX. Ce type est largement répandu chez les Mycetophiloidea. En ce qui concerne les Keroplatidae, c'est celui d'*Orfelia, Neoplatyura, Asiniduhum, Proceroplatus, Urytalpa* et *Keroplatus*. FISHER reconnaît également quelques types particuliers qu'elle estime représenter des spécialisations secondaires des deux états de base, mais qui n'appartiennent pas aux Keroplatidae.

J'ai préféré, dans la présente monographie, utiliser le terme de synsclérite gonocoxal plutôt que celui de zygosternum. En effet, cette struc-

Source : MNHN, Paris

ture peut très bien ne pas inclure le territoire du sternite IX, comme on le verra lors de l'analyse des caractères (A.6.6).

Édéage. — FISHER situe le gonopore dans la membrane intersegmentaire IX-X. Elle reconnaît trois degrés principaux d'organisation de l'édéage.

La forme la plus simple, présente par exemple chez certains *Orfelia*, est celle d'un édéage tubulaire soutenu par des bras sclérifiés dérivés du « pont » gonocoxal, deux apodèmes latéraux, un apodème médian et le segment anal. Une autre forme, présente chez les Bolitophilidae, montre un édéage sclérifié et protégé par un étui composé de deux sclérites. Enfin, le type le plus complexe est celui de certains Keroplatidae, dont *Asindulum* ; ce type avait déjà été reconnu par EDWARDS (1929c), et a été utilisé, avec d'autres caractères abdominaux, par MATILE (1978c) pour délimiter les groupements génériques *Asindulum-Cloeophoromyia*. L'édéage y est muni d'un robuste étui musculaire inséré sur un très long apodème médian, prolongé au moins jusqu'au segment VII, et deux apodèmes latéraux plus courts. L'étui pénien proprement dit (sclérifié) est également prolongé par des apodèmes latéraux, tandis qu'une vésicule apicale (pompe spermatique d'après VOCKEROTH, 1981) est présente et prolongée elle aussi par un apodème ventral. J'ai constaté que ce type d'édéage n'est pas soutenu par des apodèmes gonocoxaux : après potassage de l'abdomen, l'ensemble formé par l'édéage et ses apodèmes se détache librement du synsclérite gonocoxal, par simple traction.

Segment X. — C'est sous ce nom que FISHER désigne l'anneau membraneux entourant l'anus, duquel s'élèvent deux lobes supra-anaux et un lobe infra-anal parfois divisé en deux. Ce tube partiellement membraneux et partiellement sclérifié est généralement appelé proctigère chez les Diptères Nématocères, et nous avons vu que dans leur plan de base il était constitué par les surstyles, les cerques, l'épiprocte et l'hypoprocte. Pour MATSUDA (1976), ces structures entourant l'anus chez les Diptères sont probablement des formations secondaires. J'ai suivi ici la terminologie de MCALPINE, étant entendu que je suis raisonnablement confiant de leur homologie au sein des Mycetophiloidea, et probablement aussi des Bibionomorpha.

Rotation des genitalia. — On sait que chez beaucoup de Nématocères, les segments terminaux de l'abdomen mâle peuvent subir une rotation autour de l'axe longitudinal de l'abdomen, pouvant atteindre 180°. La rotation peut être temporaire ou permanente et est en rapport avec la position prise par le mâle lors de l'accouplement. Chez les Keroplatidae, EDWARDS (1929c) a fait connaître cette capacité chez *Macrocera*, *Platyura* et de nombreux genres du complexe *Orfelia*. FISHER s'est penchée sur ce cas, qu'elle signale aussi chez *Keroplatus*. Pour elle, le degré de rotation varie chez les individus de la même espèce, et d'une espèce à l'autre dans le même genre. Le degré de rotation est dû au hasard et un individu ne peut changer le degré de rotation une fois celle-ci établie. Cette assertion paraît difficilement acceptable à moins d'admettre que chaque individu puisse prendre une position d'accouplement adaptée au degré de rotation de ses genitalia ! Il est fréquent de trouver des exemplaires ayant les pièces génitales tournées à 90° [12]. Ainsi, sur cinq individus de *Keroplatus tipuloides* obtenus d'élevage, trois montraient une inversion à 180° (gonostyles face au tergite VII) et deux une rotation à 90° ; un individu intermédiaire (torsion d'environ 120°) est représenté figure 86, où l'on peut constater en outre que le segment abdominal VIII participe à la rotation.

L'accouplement des *Keroplatus* se fait « queue à queue » et l'on voit mal, mécaniquement, comment cette position serait possible avec des terminalia mâles tournés sur le côté. Mon opinion est que l'hypopyge mâle des Keroplatidae, lorsqu'il est capable de rotation, est mobile pendant toute la vie imaginale. Par contre, son degré de mobilité peut être réduit par des contraintes anatomiques tenant notamment à l'étendue des aires membraneuses. Ainsi certaines espèces ont-elles sans doute une possibilité de rotation comprise entre 90° et 180° (chez *Keroplatus tipuloides*), tandis que l'on peut envisager des espèces chez lesquelles la rotation irait de 0° à 90°, avec des intermédiaires possibles. De même ces contraintes mécaniques pourraient-

12. DUFOUR (1839a) signale et figure que chez *K. tipuloides* « le forceps est recouvert à sa base par deux demi-segments qui se croisent à la ligne médiane », et se fonde sur ce caractère pour séparer l'espèce de Bosc de toutes les autres. Cette observation repose sur une rotation de 90°.

Source : MNHN, Paris

elles favoriser une attitude plus courante que les autres lors de la mort et du dessèchement de l'insecte. Le fait que des individus de la même espèce montrent, en collection, tous les degrés de rotation, comme le souligne FISHER, viendrait tout simplement de l'attitude prise au moment de la mort. J'ai commis la même erreur que FISHER en affirmant que les genitalia de *Speolepta leptogaster* (Mycetophilidae Gnoristinae) étaient de type « *hypopygium inversum* » (MATILE, 1962) : cette position est fréquente chez cette espèce, mais non constante.

Après avoir étudié 79 genres et 255 espèces de Mycetophiloidea, MUNROE (1974) conclut que le plan de base des genitalia mâles de cette superfamille est conforme à celui des Nématocères en général, sauf que cerques et sternite X sont réduits à de petits lobes formant un tube court porté par la marge apicale du tergite IX, l'anus s'ouvrant à l'apex de ce tube. Dans la suite de son analyse cladistique, cet auteur envisage bon nombre de modifications du plan de base des genitalia mâles. Il sera tenu compte de ses observations, comme de celles de FISHER, dans l'analyse des caractères (A.6). On trouvera cependant d'ores et déjà figure 68 l'idée que je me fais du plan de base de ces genitalia, conformément à la discussion qui précède.

ABUL-NASR (1950) a étudié le développement des genitalia mâles chez un Chironomidae, un Anisopodidae et un Mycetophilidae (*Mycetophila cingulum*). L'interprétation de l'hypopyge de *Mycetophila* par cet auteur n'est pas conforme à celle unanimement admise. ABUL-NASR, en effet, a interprété le zygosternum de FISHER (sternite IX plus gonocoxopodites, ici synsclérite gonocoxal) comme représentant le seul sternite IX. Chez *Mycetophila*, les gonostyles sont divisés en deux stylomères ventraux et deux stylomères dorsaux (voir par exemple LAFFOON, 1957). À partir du moment où ABUL-NASR considérait le synsclérite gonocoxal comme le sternite IX, il a tout naturellement interprété les stylomères ventraux comme des gonocoxopodites, les dorsaux comme les gonostyles. Cette erreur a été reprise par MATSUDA (1976) et doit impérativement être rectifiée, le travail en question représentant les seules données embryologiques dont on dispose pour les Mycetophiloidea. ABUL-NASR considère aussi que les structures postérieures au tergite IX représentent le dixième segment, formé des paraproctes et de l'hypoprocte, les premiers pouvant « représenter le tergite X et les cerques ». Ces sclérites correspondent en fait aux cerques et à l'hypoprocte, auquel peut être incorporé le sternite X.

ABUL-NASR observe encore que le segment IX de la larve de *Mycetophila cingulum* porte trois paires d'ébauches. Compte tenu des rectifications terminologiques nécessaires, la paire dorsale sera à l'origine des cerques, la paire latérale donnera l'hypoprocte et la paire ventrale à la fois le synsclérite gonocoxal et les voies génitales proprement dites.

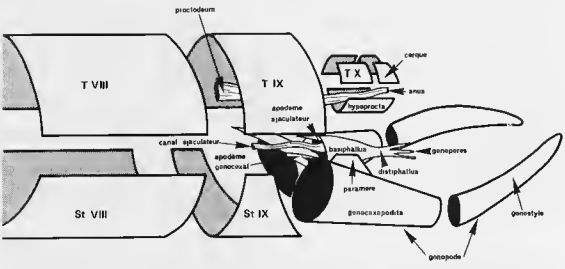


FIG. 68. — Organisation du plan de base de l'appareil génital mâle des Mycetophiloidea.

Source : MNHN, Paris

Arachnocampa luminosa (fig. 69-74)

Genitalia à peine plus larges que le tergite VIII, capables de rotation.

Tergite IX réduit, formé de deux lobes ne s'étendant pas sur la face latérale, séparés au milieu par un espace membraneux (fig. 69) ; tiers apical muni de longues soies. Sternite IX distinct, mais fusionné latéralement avec les gonocoxopodites, ceux-ci séparés sur la ligne médiane par un espace membraneux réduit (fig. 70).

Proctigère (fig. 69) grand, membraneux au milieu, sauf sur la ligne médiane où persiste une baguette sclérifiée qui pourrait représenter un épiprocte (fig. 69 : epp ?). Tergite X présent, sous forme de deux plaques latérales bien développées et sclérifiées (fig. 69, 71 : T X). Cerques petits, globuleux, ciliés. Hypoprocte grand, largement encoché au milieu sur la moitié basale.

Gonocoxopodites fortement recourbés dorsalement, mais cependant largement séparés sur cette face (fig. 72). Faces dorsale et ventrale reliées par un étroit pont sclérifié. Gonostyles simples, l'apex sclérifié en lobe peu différencié ; insérés sur une fosse articulaire oblique de dedans en dehors et d'avant en arrière.

Apodèmes gonocoxaux prenant naissance vers le milieu de la marge dorsale des gonocoxopodites et dépassant légèrement, en avant, la base de ceux-ci (fig. 72 : ap gxp). Phallosome formé de deux parties : l'édéage et un lobe formé par les paramères (fig. 73-74). Les paramères sont formés de deux paires de bras, l'une dorsale, l'autre ventrale. La paire dorsale est presque entièrement fusionnée et forme une large lame occupant tout l'espace compris entre les apodèmes gonocoxaux en avant et les marges libres des gonocoxopodites en arrière. Proximalement, la lame dorsale se recourbe ventralement en deux apodèmes ; distalement, elle porte une petite corne de chaque côté. La paire de paramères ventraux, sinueuse, est reliée à la paire dorsale par une large zone membraneuse latérale et ses bras, largement séparés, sont également réunis par de la membrane. Sur la ligne médiane, un apodème sagittal représente sans doute l'apodème éjaculateur. L'édéage proprement dit se loge entre les paramères ventraux. Conique et en doigt de gant, il présente deux courts apodèmes antérieurs et sa face ventrale est plus longue que la dorsale. Entre les deux pénètre le canal éjaculateur (fig. 74 : c ej).

Macrocera lutea (fig. 75-79)

Hypopyge plus large que l'apex de l'abdomen, capable de rotation.

Tergite IX petit, semicirculaire, normalement en partie dissimulé sous le VIII (les figures ont été effectuées sur des exemplaires potassés et maintenus en extension). Tiers apical du tergite couvert de soies courtes, parsemées de quelques-unes plus longues. Sternite IX non reconnaissable, entièrement fusionné aux gonocoxopodites ou disparu. Segment X également absent, par fusion ou membranisation. Proctigère formé d'une paire de cerques latéraux portant des soies fines et courtes, sauf à l'apex, où elles sont plus longues, et d'un hypoprocte peu sclérifié portant quelques cils apicaux.

Gonocoxopodites formés de deux tubes latéraux largement divergents, entièrement fusionnés à la face ventrale (fig. 76), largement séparés dorsalement sous le tergite IX (fig. 78). Gonostyles s'insérant sur une fosse articulaire dont le plan est dorso-apical (fig. 79). Tendon abducteur bien développé (fig. 79 : t abd). Deux fortes dents gonostylaires apicales plus sclérifiées.

Entre les marges dorsales des gonocoxopodites, prennent naissance deux apodèmes gonocoxaux qui s'étendent en avant jusqu'à la base des gonocoxopodites (fig. 78-79 : ap gxp). Entre ces apodèmes, les paramères courts et simples (fig. 78 : p) relient les gonocoxopodites au basiphallus, auquel ils se soudent. Basiphallus (fig. 78 : basph) bien sclérifié dorsalement, en partie membraneux ventralement, formant un anneau entourant le sac éjaculateur. Celui-ci s'ouvre par le pore génital (fig. 78 : pg) au niveau d'un distiphallus entièrement membraneux, bilobé, dépassant à peine l'apex des gonocoxopodites (fig. 78 : disph).

Keroplatus tipuloides (fig. 80-86)

Genitalia pas plus larges que le segment VIII, capables de rotation et de fait toujours déviés latéralement chez les exemplaires de collection.

Tergite IX grand, son quart basal dénudé et normalement dissimulé sous l'ensemble formé par les tergites VII et VIII (figures effectuées sur des exemplaires potassés et maintenus en extension) ; les trois quarts apicaux portent des soies courtes et couchées. Sternite IX non reconnais-

Source : MNHN, Paris

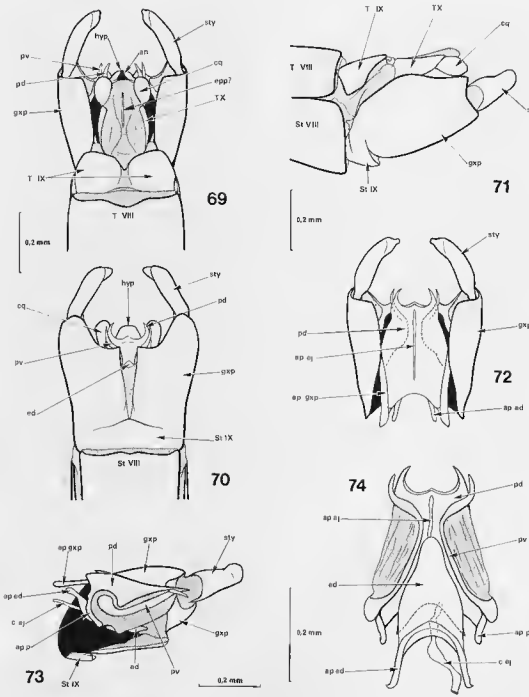


FIG. 69-74. — *Arachnocampa luminosa*, hypopyge mâle : 69, vue dorsale ; 70, vue ventrale ; 71, vue latérale ; 72, vue dorsale, tergite IX et proctigère enlevés ; 73, vue latérale, gonocoxopodite gauche enlevé ; 74, complexe phallique, vue ventrale. *an* : anus ; *ap ed* : apodème de l'édéage ; *ap ej* : apodème éjaculateur ; *ap gxp* : apodème gonocoxopodal ; *ap p* : apodème postérieur du paramère dorsal ; *c ej* : canal éjaculateur ; *cq* : cerque ; *ed* : édéage ; *epp ?* : épiproctc ? ; *gxp* : gonocoxopodite ; *hyp* : hypoproctc ; *pd* : paramère dorsal ; *pv* : paramère ventral ; *sst* : sursityle ; *sty* : gonostyle ; *St VIII, IX* : sternite VIII, IX ; *T VIII, IX* : tergites VIII, IX.

Source : MNHN, Paris

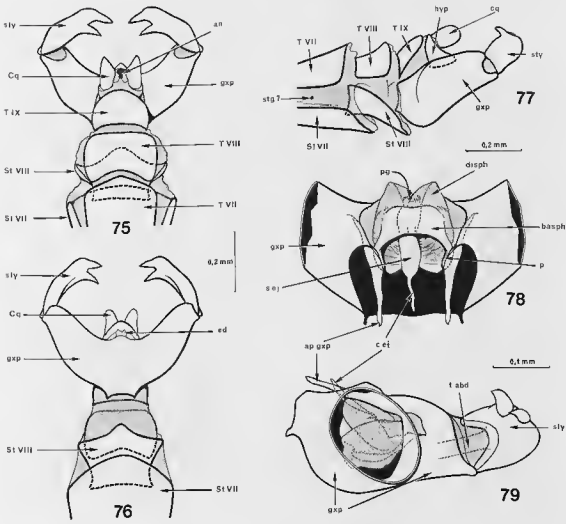


FIG. 75-79. — *Macrocera lutea*, segments prégénitaux et hypopyge mâle : 75, vue dorsale ; 76, vue ventrale ; 77, vue latérale ; 78, région médiane de l'hypopyge, vue dorsale, tergite IX et proctigère enlevés ; 79, hypopyge, vue latérale, gonocoxopodite gauche en majeure partie sectionné, tergite IX et proctigère enlevés.
an : anus ; *ap gxp* : apodème gonocoxopodal ; *basph* : basiphallus ; *c ej* : canal éjaculateur ; *Cq* : cerque ; *disph* : distiphallus ; *ed* : édéage ; *gxp* : gonocoxopodite ; *hyp* : hypoprocte ; *p* : paramère ; *pg* : pore génital ; *s ej* : sac éjaculateur ; *St VII, VIII* : sternite VII, VIII ; *T VII, VIII, IX* : tergites VII, VIII, IX ; *t abd* : tendon adducteur du gonostyle.

Source : MNHN, Paris

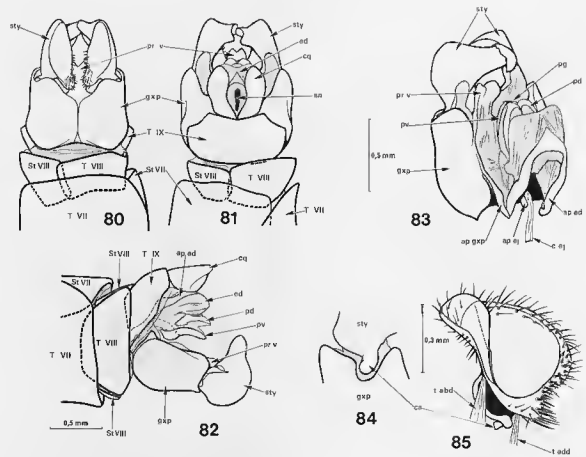


FIG. 80-85. — *Keroplatus tipuloides*, segments prégénitaux et hypopyge mâle : 80, vue ventrale ; 81, vue dorsale ; 82, vue latérale ; 83, hypopyge, vue dorsolatérale, tergite IX et proctigère enlevés ; 84, insertion du gonostyle sur le gonocoxopodite, vue latérale ; 85, gonostyle, vue interne.
an : anus ; *ap ed* : apodème de l'édéage ; *ap ej* : apodème éjaculateur ; *ap gxp* : apodème gonocoxopodal ; *ca* : condyle articulaire du gonostyle ; *c ej* : canal éjaculateur ; *cq* : cerque ; *ed* : édéage ; *gxp* : gonocoxopodite ; *pd* : paramère dorsal ; *pg* : pore génital ; *pr v* : processus ventral ; *pv* : paramère ventral ; *sty* : gonostyle ; *St VII, VIII* : sternite VII, VIII ; *t abd* : tendon abducteur du gonostyle ; *t add* : tendon adducteur du gonostyle ; *T VII, VIII, IX* : tergite VII, VIII, IX. *Nota* : fig. 80-82, hypopyge ayant subi une rotation d'environ 90° par rapport au préabdomen.

sable, entièrement fusionné aux gonocoxopodites ou disparu. De même, segment X absent, par fusion ou membranisation. Proctigère formé d'une paire de cerques bien développés, articulés sur la marge apicale du tergite IX et reliés ventralement dans leur moitié basale par une membrane représentant l'hypoproctе [13] (fig. 81-82). Cerques ciliés sur presque toute leur surface externe et la partie dorsale de leur bord interne. Le proctodeum s'ouvre par l'anus (fig. 81 : an) dans la membrane hypoproctale.

Gonocoxopodites réunis ventralement sur toute leur longueur (fig. 80), leur jonction marquée par une arête interne élargie proximalement en une petite aire triangulaire. Faces dorsales larges, atteignant ensemble environ la moitié de la longueur totale du synsclérite gonocoxal (fig. 83). Faces dorsales reliées à la face ventrale par deux minces bras sclérifiés qui se prolongent en arrière des gonocoxopodites et fusionnent à l'apex pour former un processus médian ventral massif, sclérifié ventralement et distalement, membra-

13. Comme le prouve le fait que cet emplacement est occupé dans d'autres genres par un sclérite cilié bien reconnaissable comme tel.

Source : MNHN, Paris

neux dorsalement (fig. 80-81, 83 : pr v). Cette zone membraneuse s'étend des bras dorsoventraux et du processus médian ventral jusqu'à la base des paramères de l'édéage et, latéralement, le long de la marge interne des gonocoxopodites et de leurs apodèmes. Elle sépare ainsi totalement la cavité gonocoxale du complexe phallique. Apodèmes gonocoxaux courts, mais dépassant cependant légèrement la marge basale du synsclérite gonocoxal (fig. 83 : ap gxp).

Gonostyles insérés sur une large fosse articulaire membraneuse qui occupe tout l'apex des gonocoxopodites et dont le plan est fortement oblique en dedans. Base portant un fort condyle encastré dans une encoche correspondante de la marge gonocoxale (fig. 84). Gonostyles de forte taille, en forme d'entonnoir, le bord dorsal prolongé en bec, la marge interne ventrale portant des soies spiniformes plus épaisses que les autres (fig. 85).

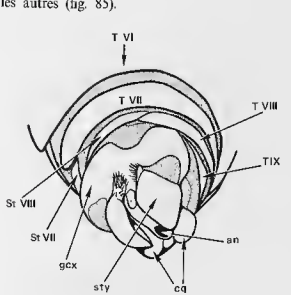


FIG. 86. — *Keroplatus tipuloides*, vue caudale de l'extrémité de l'abdomen d'un mâle à terminalia presque complètement inversés.
an : anus ; *cq* : cerque ; *gcx* : gonocoxopodite ; *St VII, VIII* : sternite VII, VIII ; *T VI, VII, VIII* : tergite VI, VII, VIII.

Complexe phallique volumineux (fig. 82-83). Édéage comprenant deux robustes paramères soudés sur la ligne médiane et formant ainsi un étrier articulé avec les apodèmes gonocoxaux, et un sac membraneux (fig. 83). Ventralement, cet ensemble est soutenu par deux bras paraméraux divergents à la base, les paramères dorsaux, et par deux bras ventraux soudés au contraire proximalement, les paramères ventraux (fig. 82-83 : pd, pv). De la base, s'élève un fort apodème éjaculateur (fig. 83 : ap ej). Le canal éjaculateur s'ouvre par le pore génital entre les bras paraméraux dorsaux et ventraux (fig. 83 : pg).

Discussion

L'appareil génital mâle des Keroplatidae est beaucoup trop varié pour que l'on puisse tirer des conclusions générales de l'étude morphologique de trois genres seulement. On a vu plus haut qu'il existait déjà un type de genitalia mâles bien différent chez certains Keroplatinae : celui mentionné par EDWARDS (1929c), FISHER (1937) et MATILE (1978c), dans lequel l'hypopyge est incapable de rotation et l'édéage fortement développé ; ce type est propre à certains *Orfeliini* (groupe *Asindulum-Cloeophoromyia*). On peut cependant déjà noter que les genitalia des Keroplatidae s'écartent du plan de base reconnu par MUNROE (1974) par la fusion plus ou moins complète du sternite IX avec les gonocoxopodites, l'absence du sternite X et le grand développement des gonocoxopodites, qui ne sont jamais entièrement séparés. Les genitalia mâles seront étudiés beaucoup plus en détail lors de l'analyse des caractères (A.6).

Disons dès maintenant que les Arachnocampinae se distinguent des Macrocerinae et des Keroplatinae par la présence de restes du tergite X. La faible sclérification médiane et dorsale du proctigère visible chez *Arachnocampa luminosa* se présente sous la forme d'une plaque plus large et sétifère chez *A. richardsae* (fig. 253), c'est pourquoi je pense que cette zone pourrait correspondre à un épiprocte ; il serait alors caractéristique des Arachnocampinae. *Macrocera* et *Keroplatus*, tels qu'ils ont été étudiés ici sur leurs espèces-types, sont bien définis l'un par rapport à l'autre, mais aucun des caractères présentés n'est commun à tous les Macrocerinae, ou à tous les Keroplatinae, et certains d'entre eux varient encore à l'intérieur de l'un ou l'autre genre (voir l'analyse des caractères, A.6).

POSTABDOMEN FEMELLE

La première mise au point relativement détaillée sur les genitalia femelles des Nématocères

Source : MNHN, Paris

dans leur ensemble est celle de CRAMPTON (1942). Elle a été largement reprise, plus ou moins augmentée et modifiée en fonction des travaux postérieurs, par HENNIG (1973), MATSUDA (1976) et BITSCH (1979). MCALPINE (1981) a donné un résumé des différentes modifications qu'ils peuvent subir chez les Diptères.

En ce qui concerne les Mycetophiloidea, et laissant de côté les brèves incidentes et les dessins que l'on peut trouver dans différents travaux de systématique, nous mentionnerons le travail d'ABUL-NASR (1950), déjà cité au sujet des genitalia mâles, et les courtes mises au point de HUTSON, ACKLAND & KIDD (1980), VOCKEROTH (1981) et STEFFAN (1981). Quelques données comparatives se trouvent aussi dans les travaux consacrés aux Chironomidae par HIRVENOJA (1973) et SAETHER (1977). Rien n'a jusqu'ici été publié sur la morphologie comparée des genitalia femelles des Keroplatidae.

On a déjà vu que chez les Diptères, il n'y avait jamais de stigmates abdominaux après le septième segment [14]. Le principal repère pour l'interprétation du postabdomen femelle demeure donc l'emplacement de l'ouverture génitale (gonopore), qui se trouve entre les segments VIII et IX comme chez les autres Insectes. C'est du moins l'opinion de la plupart des auteurs, et elle semble bien étayée par l'étude des différentes familles de Nématocères. Notons toutefois que BALFOUR-BROWNE (1932) et plus récemment LEHRER (1971) situent l'ouverture génitale entre les sternites IX et X. L'hypothèse de BALFOUR-BROWNE a été réfutée par CRAMPTON (1942) ; elle semble fondée sur une interprétation erronée des segments du préabdomen. Celle de LEHRER, qui ne concerne que les Syrphidae, paraît reposer sur une interprétation contestable des sternites IX et X (voir discussion).

Un autre repère anatomique est l'ouverture des canaux spermathécaux : chez les Diptères, il y a primitivement trois spermathèques, dont les canaux s'ouvrent séparément sur le sternite IX, simple et peu modifié dans les groupes les moins évolués, plus ou moins modifié dans les autres (DOWNES, 1968).

Chez *Mycetophila cingulum*, espèce étudiée par ABUL-NASR (1950), les trois derniers segments abdominaux sont télescopés dans le VII, ne laissant apparaître que les cerques et le sternite VIII. Ce dernier est largement encoché à l'apex. Le tergite IX est réduit à une étroite bandelette. L'apodème vaginal, complexe, largement prolongé dans le préabdomen, est en rapport avec le tergite IX et le sternite X (plaque postgénitale). Le sternite IX n'est plus représenté que par un minuscule sclérite, l'insula, ventral à l'ouverture génitale. ABUL-NASR interprète les appendices pairs entourant l'anus comme deux paraproctes qui ne sont qu'apparemment biarticulés. En effet, la constriction entre les deux articles n'apparaît que tardivement dans le stade nymphal. Il ne se prononce donc pas sur leur nature : cerques biarticulés, tergite X secondairement divisé en deux, ou encore tergite X suivi d'une paire de cerques uniarticulés. LAFFOON (1957), également chez *Mycetophila*, considère que cette partie des genitalia correspond à une paire de cerques biarticulés. C'est également l'opinion de SAETHER (1977) chez *Rymosia* (Mycetophilidae) et de STEFFAN (1966) chez *Lycoriella* (Sciaridae). On reviendra sur ce problème dans la discussion. L'oviducte commun de *Mycetophila cingulum* est très court, les deux spermathèques s'ouvrent séparément, un peu en avant de l'insula. Du point de vue du développement, oviducte et spermathèques trouvent leur origine dans les ébauches du sternite VIII de la larve. Les glandes annexes, s'ouvrant par un canal commun dans la partie ventrale de l'atrium, dépendent du segment IX.

Des travaux précédemment cités, on peut déduire les caractères généraux des genitalia femelles des Mycetophiloidea :

— Tergite VIII peu modifié, généralement plus court que le sternite correspondant, souvent très court et divisé sur la ligne médiane, ou bien absent.

— Sternite VIII bien développé, généralement allongé, parfois divisé en deux sur la ligne médiane, portant parfois des lobes postérieurs, ou encore rebordé à la marge postérieure.

— Tergite IX variable, souvent réduit, rarement absent.

— Sternite IX réduit, généralement fusionné latéralement avec le tergite IX, situé dorsalement au sternite VIII et portant parfois un apodème antérieur ou un processus postérieur.

— Tergite X réduit ou absent.

14. D'après HENNIG (1973), il s'agit d'une autapomorphie de l'ordre.

Source : MNHN, Paris

— Sternite X variable, bien développé, membraneux au milieu, ou encore absent.
— Cerques biarticulés.

Arachnocampa luminosa (fig. 87-91)

Segment VIII bien développé, seule la base rétractée dans le segment VII sur les échantillons à sec (figures effectuées sur des exemplaires potassés et maintenus en extension). Tergite VIII (épigynium) aussi long que le sternite VIII (hypogynium), celui-ci profondément incisé ventralement, l'incision se divisant, avant la base du sclérite, en deux branches latérales. Ainsi est délimitée une aire triangulaire ventrale et basale qui n'est en continuité avec chacun des demi-sternites que latéralement (fig. 91). Chaque moitié du sternite VIII largement rebordée à l'apex, et portant à ce niveau une apophyse saillante et peu sclérifiée, la valve hypogyniale (fig. 88-89, 91 : v hyp). Il s'agit vraisemblablement ici des gonapophyses VIII reconnues chez les Tipulidae par Snodgrass (1903) ; c'est en tout cas dans ce sens que Saether (1977) les interprète chez les Mycetophilidae proprement dits.

Entre les deux valves hypogyniales et dépassant à peine de la membrane qui les relie basalement, une pièce impaire très peu sclérifiée se situe à la face ventrale d'un petit lobe membraneux. Cette pièce correspond à l'apodème subgénital d'Abul-Nasr (ici apodème subvaginal, fig. 88-89, ap subv) ; elle est pratiquement invisible sans coloration. L'apodème sub-

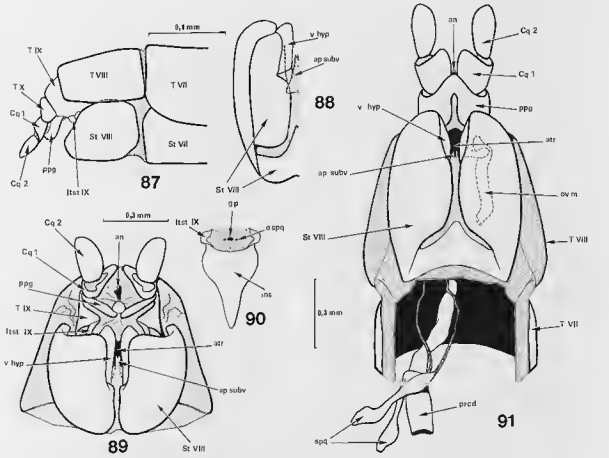


FIG. 87-91. — *Arachnocampa luminosa*, femelle, terminalia : 87, extrémité de l'abdomen, vue latérale ; 88, demi-sternite VIII, vue interne ; 89, extrémité de l'abdomen, vue paracaudale ; 90, sternite IX et atrium vaginal, vue caudale ; 91, terminalia, vue ventrale, sternite VII enlevé.
an : anus ; *ap subv* : apodème subvaginal ; *atr* : atrium ; *Cq 1, 2* : cerque 1, 2 ; *gp* : gonopore ; *ins* : insula ; *Itst IX* : latérosternite IX ; *o spq* : ouverture du canal de la spermathèque ; *ov m* : oviducte médian ; *ppg* : plaque postgénitale ; *prcd* : proctodæum ; *spq* : spermathèque ; *St VII, VIII* : sternite VII, VIII ; *T VII, VIII, IX* : tergite VII, VIII, IX ; *v hyp* : valve hypogyniale.

Source : MNHN, Paris

vaginal appartient sans doute au territoire sternal VIII, à moins qu'il ne s'agisse d'une sclérification secondaire.

Le tergite IX est réduit à un arceau bien plus court que le tergite VIII et étroitement divisé en deux sur la ligne médiane (fig. 87, 89). De chaque côté de l'angle ventral du tergite IX se détache un bras étroit, mais bien sclérifié, qui va rejoindre une plaque interne subtriangulaire à sommet antérieur (fig. 89) ; cette plaque est l'insula d'ABUL-NASR. Il est généralement admis, nous l'avons vu, que le sternite IX, réduit, est en partie fusionné au tergite correspondant. L'insula et les sclérites latéraux qui la relient au tergite représentent donc ce qui reste du sternite IX. Ainsi, avec WENSLER & REMPEL (1962) et REISS (1971), nous nommerons ces sclérites latéraux latérosternites (fig. 89 : lst IX), comme chez les Chironomidae.

L'atrium, ou chambre génitale, est une zone membraneuse limitée ventralement par les valves hypogyniales et l'apodème subvaginal, dorsalement par le tergite IX, latéralement par les côtés du tergite IX et les latérosternites IX (fig. 89, 91 : atr). Il est divisé en une partie vaginale et une partie cæcale par la marge postérieure de l'insula. L'atrium vaginal, dorsal, porte l'ouverture de l'oviducte commun (gonopore) et celles des deux canaux des spermathèques (fig. 91). L'atrium cæcal, ventral, reçoit le canal de la glande annexe, situé dans un repli membraneux dorsal à l'apodème subvaginal.

Le tergite X (fig. 87) est presque aussi large que le IX, mais plus court. Plaque postgénitale (sternite X) présente, bien sclérifiée mais profondément encochée sur la ligne médiane, l'incision la coupant presque complétement en deux (fig. 89, 91 : ppg). Cerques biarticulés, les articles apicaux un peu plus longs que les basaux (fig. 87, 89, 91 : Cq 1, Cq 2). L'anus s'ouvre dans une aire membraneuse entre les cerques (fig. 91 : an).

Voies génitales ectodermiques : oviducte commun (ou médian) court, ne dépassant pas la base du sternite VIII (fig. 91 : ov m). Spermathèques allongées, peu différenciées, à cuticule très fine ; canaux longs et fins, entiérement séparés jusqu'à leur orifice (fig. 91 : spq).

Macrocera lutea (fig. 92-96)

Segment VIII bien développé, y compris le tergite, qui est presque aussi long que le sternite, mais largement dissimulé sous le tergite VII, même sur exemplaire potassé et maintenu en extension. Sternite VIII entiérement divisé en deux longitudinalement, les deux parties reliées entre elles par une zone membraneuse antéroventrale (fig. 95). Chaque demi-sternite rebordé sur prés de la moitié apicale de la face interne, la marge de ce repli portant l'apophyse de la valve hypogyniale (fig. 94). Les valves hypogyniales forment les limites latérales entre les zones vaginale et cæcale de l'atrium vaginal. Apodéme subvaginal triangulaire, trés peu sclérifié (fig. 95-96 : ap subv).

L'atrium vaginal est limité latéralement par les latérosternites IX, transparents, qui relient le tergite X à une insula en arc interne bien sclérifié. Au-dessus de l'insula débouchent séparément les deux canaux des spermathèques et le gonopore (fig. 96).

Le tergite IX n'est représenté que par une plaque faiblement sclérifiée (fig. 95) surplombant dorsalement l'atrium vaginal et portant un groupe de longues soies ventrales. Le tergite X est bien développé, environ moitié plus court que le tergite VIII mais presque aussi haut que lui sur les côtés (fig. 92-93). Plaque postgénitale (sternite X) grande, triangulaire, non encochée, portant elle aussi de longues soies ventrales (fig. 95 : ppg). Cerques biarticulés, les articles apicaux nettement plus petits que les basaux, entre lesquels l'anus s'ouvre dans une aire membraneuse (fig. 92-93, 95-96 ; Cq 1, Cq 2, an).

Voies génitales ectodermiques : oviducte médian très court, atteignant à peine le niveau du septiéme segment (fig. 95 : ov m). Oviductes latéraux non sclérifiés. Spermathéques trés bien différenciées, ovoïdes et fortement sclérifiées, munies chacune d'un canal long et fin (fig. 95) dont l'orifice dans l'atrium vaginal est placé sur une papille légérement postérieure au gonopore (fig. 95-96 : o spq).

Keroplatus tipuloides (fig. 97-103)

Pièces génitales invaginées dans le segment VII, dont ne dépasse au repos que l'apex des cerques (fig. 97). En contrepartie, membranes intersegmentaires plus étendues, particuliérement la VII-VIII (fig. 99).

Tergite VIII formé de deux lames nues, semi-cylindriques, faiblement sclérifiées et reliées par

Source : MNHN, Paris

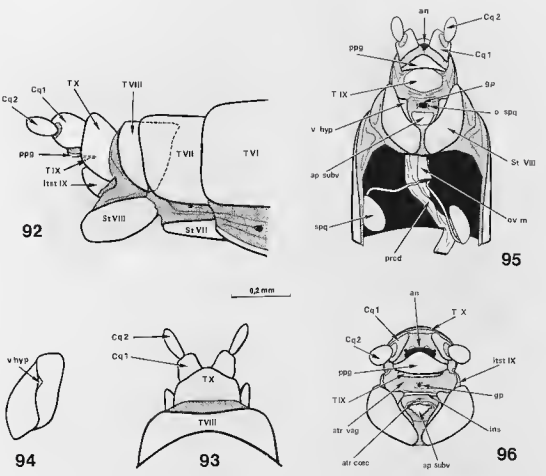


FIG. 92-96. — *Macrocera lutea*, femelle, terminalia ; 92, extrémité de l'abdomen, vue latérale ; 93, terminalia, vue dorsale ; 94, demi-sternite VIII, vue interne ; 95, terminalia, vue ventrale, sternite VII enlevé ; 96, ♂, vue caudale.
an : anus ; *ap subv* : apodème subvaginal ; *atr cœc* : atrium cœcal ; *atr vag* : atrium vaginal ; *Cq 1, 2* : cerque 1, 2 ; *gp* : gonopore ; *ins* : insula ; *ltst IX* : latérosternite IX ; *o spq* : ouverture du canal de la spermathèque ; *ov m* : oviducte médian ; *ppg* : plaque postgénitale ; *prod* : proctodeum ; *spq* : spermathèque ; *St VII, VIII* : sternite VII, VIII ; *T VI ... X* : tergite VI ... X ; *v hyp* : valve hypogyniale.

un pont membraneux (fig. 99-100). Sternite VIII grand, cilié sur la plus grande partie de sa surface, entièrement divisé en deux longitudinalement, formant ainsi deux lobes symétriques largement séparés l'un de l'autre (fig. 103). Dans le tiers ventral, les deux lobes sont reliés par une aire membraneuse, lobulée sur la ligne médiane et portant à ce niveau une plaque faiblement sclérifiée qui représente l'apodème subvaginal (fig. 103 : ap subv). L'orifice cæcal s'ouvre à la base de ce lobe, entre celui-ci et le sternite IX (fig. 101, 103). Les lobes sternaux VIII portent à la face interne de leur tiers médian des valves hypogyniales largement membraneuses (fig. 103 : v hyp).

Tergite IX entièrement membraneux, ses limites indistinctes de la membrane intersegmentaire (fig. 99). Sternite IX bien sclérifié mais dénudé, en forme de U échancré ventralement, situé entre les deux lobes sternaux VIII (fig. 99-102). Pas de latérosternites IX. Tergite X bien développé, cilié, membraneux cependant sur la ligne médiane, profondément échancré à l'apex, où s'insèrent les cerques, et rebordé latéralement (fig. 100-101). Sternite X (plaque postgénitale) réduit, surtout médialement, peu sclérifié latéralement (fig. 100 : St X). Cerques formés d'un seul article, celui-ci renflé à la base puis fortement aminci, entièrement cilié (fig. 97-101 : Cq). L'anus s'ouvre entre les cerques dans une zone membraneuse basale (fig. 101 : an).

Les voies génitales ectodermiques s'ouvrent

Source : MNHN, Paris

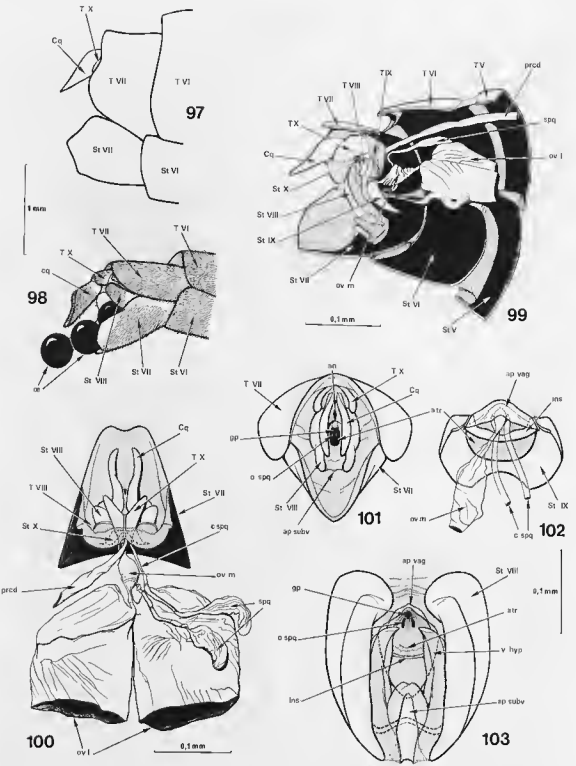


FIG. 97-103. — *Keroplatus tipuloides*, femelle, terminalia (sauf 98 : *K. reaumurii*) ; 97, extrémité de l'abdomen, vue latérale ; 98, extrémité de l'abdomen d'une femelle morte pendant la ponte, vue latérale ; 99, extrémité de l'abdomen, vue latérale, moitié droite des tergites et des sternites V-VII enlevée ; 100, sternite VII et terminalia, vue dorsale ; 101, segments VII et suivants, vue caudale ; 102, sternite IX, atrium et voies génitales, vue interne ; 103, sternites VIII et IX et dépendances, vue paracaudale.
an : anus ; *ap subv* : apodème subvaginal ; *ap vag* : apodème vaginal ; *atr* : atrium ; *Cq* : cerque ; *c spq* : canal de la spermathèque ; *gp* : gonopore ; *ins* : insula ; *oe* : œuf ; *o spq* : ouverture du canal de la spermathèque ; *ov l* : oviducte latéral ; *ov m* : oviducte médian ; *prcd* : proctodeum ; *St V ... X* : sternite V ... X ; *T V ... X* : tergite VII ... X ; *v hyp* : valve hypogyniale.

Source : MNHN, Paris

entre les branches du U formé par le sternite IX, dans un anneau constitué de deux sclérites en arceau dépendant sans doute de ce sternite (fig. 102). De par sa position, le sclérite ventral doit correspondre á l'insula ; j'assimile le dorsal á un apodème vaginal (fig. 102 : ins, ap vag). Entre insula et apodème vaginal, l'atrium vaginal membraneux est percé de l'orifice génital (gonopore) et de l'orifice des deux canaux des spermathèques, situés sur deux papilles légérement caudales et ventrales au gonopore (fig. 101, 103).

Voies génitales ectodermiques : oviducte commun court et renflé, se poursuivant par deux énormes oviductes latéraux cuticulaires au moins jusqu'au segment V (fig. 100). Les deux spermathèques sont peu différenciées et peu sclérifiées (fig. 100 : spq).

Chez *Keroplatus reaumurii*, la plaque postgénitale est membraneuse, le tergite IX est légérement sclérifié latéralement. L'apodème subvaginal est pratiquement non sclérifié, mais le lobe membraneux qui la porte est plus distinct encore que chez *K. tipuloides*. De même, les valves hypogyniales sont entiérement membraneuses. La partie cuticulaire des oviductes remonte jusqu'au deuxiéme segment abdominal.

Lors de la ponte (et probablement de l'accouplement), les sclérites du postabdomen sont susceptibles de se dévaginer quelque peu. Ainsi, chez *K. reaumurii*, le dixiéme segment et le sternite VIII deviennent visibles á l'apex du segment VII (fig. 98).

Discussion

Aprés l'étude des trois cas ci-dessus, il est possible de caractériser ainsi le postabdomen femelle des Keroplatidae :

Tergite et sternite VII non modifiés. Tergite VIII le plus souvent aussi grand que le sternite, mais parfois invaginé (*Angazidzia*, Macrocerinae, fig. 262-263). Sternite VIII entiérement ou presque entiérement divisé longitudinalement en deux zones, chacune rebordée en une valve hypogyniale. Entre ces deux lobes sternaux, un apodème subvaginal plus ou moins sclérifié. Gonocoxopodites VIII absents (chez les Mycetophiloidea, ils n'existent que chez les Sciaridae). Tergite IX variable, de bien développé á totalement membraneux. Sternite IX plus ou moins réduit et invaginé, au maximum de réduction représenté par deux bras latérosternaux et une insula en arc. Les latérosternites représentent probablement les gonocoxopodites IX, du moins si l'interprétation de ces structures par SAETHER (1977) chez les Sciaridae est exacte. Gonapophyses IX absentes (présentes chez les Mycetophilidae *Mycetophilini* d'aprés SAETHER). Pas de gonostyles IX reconnaissables. Tergite et sternite X présents, parfois l'un ou l'autre réduit. Pas de bourse copulatrice. En régle générale, deux spermathéques (exceptions : certaines espéces de *Chiasmoneura* : 3, et de *Cerotelion* : 1). Canaux des spermathéques indépendants jusqu'á leur orifice.

Les Arachnocampinae se distinguent des Macrocerinae et des Keroplatinae par le sternite VIII incomplétement séparé en deux, le grand développement latéral du tergite IX, la profonde incision de la plaque postgénitale et la grande taille de l'insula.

La structure du postabdomen femelle varie peu au sein des Macrocerinae. Pour les genres chez lesquels elle est connue, elle correspond bien á ce qui vient d'être décrit chez *Macrocera* (*Angazidzia*, fig. 262-263 ; *Chiasmoneura*, fig. 271-273, 288-290, 312-313 ; *Hesperodes*, fig. 336-338 ; *Kelneria*, fig. 410). Cette structure est intermédiaire entre celle des Arachnocampinae et celle des Keroplatinae.

L'invagination des segments du postabdomen dans le septiéme segment sépare de façon spectaculaire *Keroplatus* d'*Arachnocampa* et de *Macrocera*. S'y ajoute le tergite IX trés peu sclérifié ou entiérement membraneux et les cerques uniarticulés. Cependant, on ne retrouve l'invagination postabdominale presque aussi prononcée que chez *Neoceroplatus* (fig. 763, 765) et *Rocetelion* (fig. 905-906). Chez tous les autres genres de *Keroplatini* dont les femelles sont connues, elle est beaucoup plus faible, quasi nulle chez *Tergostylus* (fig. 951).

Chez l'espéce-type du genre-type des *Orfeliini*, *Orfelia fasciata*, l'invagination est également moins prononcée,puisque dépassent du septiéme segment les cerques et l'apex du tergite X en haut, le tiers apical du sternite VIII en bas. Le tergite VIII est en arceau dorsal, ininterrompu au milieu. Les valves hypogyniales sont beaucoup plus discrétes que chez *Keroplatus*, l'insula est trés bien développée, formant deux expansions aliformes unies médialement et presque aussi longues que le sternite IX proprement dit, qui a

Source : MNHN, Paris

la même structure que chez *Keroplatus*. L'apodème vaginal est présent, mais réduit. Sous réserve de contrôle chez les autres genres, dont les femelles sont loin d'être toutes connues, les Keroplatinae se différencieraient donc des Arachnocampinae et des Macrocerinae par le développement de la partie ventrale du sternite IX en arceau et la présence d'un apodème vaginal.

On sait que l'apodème vaginal est assez répandu chez les Diptères Orthorrhaphes et qu'il est assimilé au territoire sternal IX (BONHAG, 1951 ; IRWIN, 1976 ; MCALPINE, 1981). Par conséquent il semble peu douteux que sa présence soit ici plésiomorphe par rapport aux genitalia femelles des Cyclorrhaphes. Cependant, on peut se poser la question de savoir si la structure que j'ai appelé « apodème vaginal » chez les Keroplatidae est bien homologue de celle des autres Orthorrhaphes, et même si les apodèmes vaginaux, ou « furcae », signalés un peu partout dans ce groupe, sont bien homologues entre eux. En effet, ils semblent avoir un rôle mécanique de soutien de la chambre atriale et servir aussi à la rétraction et à l'extension de l'ensemble de l'ovipositeur ; certains au moins pourraient être des sclérifications secondaires. HARBACH & KNIGHT (1980), dans leur glossaire des Culicidae, ne mentionnent nulle part les termes de « vaginal apodeme » ou de « furca », mais il semble bien que leur « upper vaginal lip » corresponde à cette structure : ils se gardent bien d'en préciser l'origine. La figure que donne LEHRER (1971) des genitalia femelles du Syrphidae *Volucella zonaria* montre un sternite IX distinct, basal à l'ouverture génitale, et un sclérite dorsal, transverse, distal à cet orifice, et qui occupe donc l'emplacement de l'apodème vaginal ; la figure montre sans ambiguïté qu'il appartient au tergite IX, et non au sternite. Or on a vu que l'apodème génital est censé relever du territoire sternal. Ce problème n'est pas évoqué par SAETHER (1977) dans son travail sur les genitalia femelles des Nématocères et mériterait d'être étudié à l'échelle de tout le groupe des Orthorrhaphes. Quoi qu'il en soit NAGATOMI (1982a) énumère les cas connus où l'on constate à la fois la présence d'un apodème vaginal et celle du sternite IX et en conclut évidemment que les deux sclérites sont indépendants et de nature différente. Il semble donc bien que l'apodème vaginal puisse être une structure secondaire, adaptée à un rôle mécanique, et donc pas forcément homologue chez tous les Orthorrhaphes.

On notera par ailleurs que chez les Keroplatinae, lorsque subsiste un seul élément dorsal

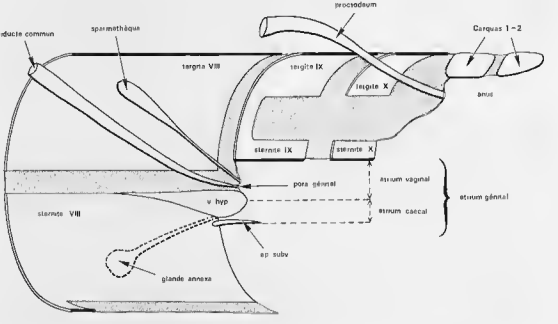


FIG. 104. — Organisation du plan de base de l'appareil génital femelle des Keroplatidae (coupe sagittale). La glande annexe et son canal, non cuticulaires, sont représentés en tireté.
ap. subv : apodème subvaginal ; *v. hyp* : valve hypogyniale.

Source : MNHN, Paris

entre le tergite VIII et les cerques, celui-ci a jusqu'ici été le plus souvent considéré comme représentant le tergite IX, le X étant censé avoir disparu (*cf.* notamment MATILE, 1975c ; HUTSON, ACKLAND, & KIDD, 1980). J'ai abandonné ici cette interprétation. Faute de preuve embryologique du contraire, il paraît en effet plus logique que le tergite IX ait suivi son sternite lors de son invagination, celle-ci ayant pour conséquence sa désclérification, tandis que le tergite X aurait conservé ses rapports avec les cerques apicalement, et le sternite X ventralement. Ceci paraît d'autant plus vraisemblable que chez *Macrocera* le tergite IX, encore reconnaissable, se trouve déjà en position ventrale et antérieure, où il forme la voûte de l'atrium génital, à proximité du gonopore. C'est pour cette raison que je n'ai pas suivi ici l'hypothèse de MATSUDA (1976), qui reconnaît bien que le segment précercal des *Aedes* (Culicidae) est le dixième, mais qui suppose que le huitième tergite apparent représente en réalité la fusion des tergites VIII et IX.

La conservation d'une liaison tergite IX-sternite IX par l'intermédiaire des latérosternites est caractéristique des Arachnocampinae ; cette liaison existe chez de nombreux Mycetophiloidea (VOCKEROTH, 1981). Chez les Macrocerinae, l'invagination du tergite IX aurait entraîné la perte de cette connexion, les latérosternites restant en place et venant alors au contact des marges ventrales du tergite X. Les latérosternites auraient complètement disparu chez les Keroplatinae lorsque le sternite IX, à son tour, s'est profondément invaginé.

Suivant ces interprétations, je donne figure 104 un schéma de ce que pourrait être le plan de base des genitalia femelles des Keroplatidae. Il ne diffère pas fondamentalement des structures visibles chez *Arachnocampa*.

LA NYMPHE

Les stades nymphaux des Diptères terricoles ont été relativement négligés par les morphologistes et les systématiciens, sans doute du fait qu'ils portent peu de caractères qui leur soient propres. HINTON (1946) consacre aux nymphes, pupes ou chrysalides des Insectes un travail comparatif qui comporte une section bien documentée sur les Diptères, mais qui semble davantage appuyée sur la littérature antérieure disponible que sur des données personnelles. Il reconnaît trois types de nymphes. Le premier est le type *exarate* : c'est la « nymphe libre » (*pupa libera*) de la plupart des auteurs antérieurs. Chez ces nymphes, les appendices (antennes, ailes, pattes) ne sont pas soudés ou fixés secondairement au corps. Le deuxième est le type *obtecté* (*pupa obtecta*) : certains appendices, ou leur totalité, sont soudés aux parois du corps par un enduit fluide, immédiatement après la nymphose ; la cuticule de ces nymphes est presque toujours plus dure et plus pigmentée que celle des nymphes exarates. Enfin, les nymphes *coarctées* (*pupa coarctata*) sont enveloppées dans un puparium formé de la cuticule durcie du dernier stade larvaire. D'autre part, HINTON sépare les nymphes des Insectes en *dectiques* et *adectiques*. Les nymphes dectiques sont pourvues de mandibules articulées susceptibles d'être mues par les muscles imaginaux et qui servent à déchirer l'enveloppe nymphale au moment de l'éclosion de l'imago. Ce sont les plus primitives, et elles sont toutes exarates. Les nymphes adectiques sont privées de mandibules fonctionnelles ; elles peuvent être exarates, obtectées ou coarctées.

Les nymphes des Diptères sont toutes adectiques. Celles de la plupart des Orthorrhaphes sont obtectées. Celles de tous les Cyclorrhaphes et probablement de quelques Orthorrhaphes de la famille des Stratiomyiidae sont exarates et coarctées.

HINTON s'intéresse surtout à l'évolution fonctionnelle du mode d'éclosion de l'adulte. Il note que beaucoup de Mycetophiloidea se débarrassent de leur enveloppe nymphale à l'intérieur d'un cocon dans lequel ils peuvent demeurer jusqu'à une semaine. Il lie ce phénomène au fait que les ailes se sont raccourcies chez les Mycetophiloidea les plus évolués, qui peuvent ainsi les étendre et les durcir à l'abri du cocon [15]. Inversement, les Mycetophiloidea les plus primitifs pour

15. On notera l'avantage sélectif de passer ainsi dissimulé une période aussi dangereuse de la vie d'un insecte... et aussi la prudence à observer en ouvrant un récipient d'élevage dans lequel, apparemment, rien n'est éclos !

Source : MNHN, Paris

HINTON (Bolitophilidae et Ditomyiidae) ont les ailes plus longues et leurs nymphes sont dépourvues de cocon.

BRAUNS (1954b) a consacré un livre aux nymphes des Diptères tricoles. Il fournit de nombreuses données dont beaucoup sont originales, et fort bien illustrées. Sa classification et ses conclusions, par contre, ne sont qu'une traduction de HINTON (1946). Il s'agit cependant de la meilleure mise au point sur le sujet, au moins au niveau de l'identification des familles.

En ce qui concerne les Mycetophiloidea, nous disposons d'un travail récent comprenant beaucoup d'éléments nouveaux : celui de PLACHTER (1979c). Les nymphes de 21 espèces de Mycetophiloidea européens y sont décrites. Elles appartiennent aux familles des Keroplatidae, Diadocidiidae, Bolitophilidae, Mycetophilidae et Sciaridae. Pour PLACHTER, et contrairement à l'opinion de HINTON (adoptée par HENNIG, 1948, 1973), les nymphes des Mycetophiloidea sont toutes de type exarate, encore que certains Mycetophilidae (les Mycomyinae *sensu* PLACHTER, c'est-à-dire les Sciophilinae d'EDWARDS, 1925, moins la tribu des *Sciophilini*) tendent vers le type obtecté. L'observation de nymphes vivantes de Keroplatidae, que j'ai eues sous les yeux, montre qu'il existe bien, au moins dans cette famille, un fluide collant les appendices au corps, fluide qui disparaît sans doute, ou se dénature, à la fixation. Ces nymphes sont donc bien obtectées. PLACHTER note aussi que les nymphes de Mycetophiloidea ne possèdent que six paires de stigmates abdominaux, bien qu'elles aient neuf segments. Il cite même le chiffre de cinq pour les Mycetophilidae. L'auteur allemand ne semble pas avoir eu connaissance du travail de MALLOCH (1917), où les nombres cités sont respectivement de sept et six ; je confirme ici les données de PLACHTER, au moins pour les Keroplatidae. Rappelons que d'après HENNIG (1973), le nombre primitif de stigmates abdominaux est de huit paires chez les Diptères.

HENNIG (1948) avait cité comme caractéristique des Mycetophiloidea le fait que les pédothèques étaient disposées côte-à-côte, sans se recouvrir. PLACHTER montre qu'il ne s'agit pas d'un caractère général puisque les pédothèques I recouvrent plus ou moins les pédothèques II chez certains Mycetophilidae (*Apolephthisa*, Gnoristinae) et Keroplatidae (*Macrocera*). Le fait, déjà signalé par HENNIG, que les longs éperons tibiaux des imagos sont distinctement visibles sur la nymphe est plus diagnostique.

PLACHTER distingue deux types de nymphes selon la morphologie et le mode de nymphose. Les larves qui se métamorphosent dans le sol ou dans des tubes creusés par la larve dans le bois ou les carpophores des champignons ont l'abdomen spinuleux, des rangées segmentaires d'épines et de macrochètes ; elles peuvent se déplacer par des mouvements reptatoires de l'abdomen. Ce sont les plus primitives, et elles comprennent les Bolitophilidae, les Ditomyiidae et certains Sciaridae (genre *Trichosia*). Celles des autres Mycetophiloidea sont immobiles, ont une cuticule nue et sont enfermées dans un cocon ou une toile de nymphose.

Un certain nombre de nymphes de Mycetophiloidea ont été décrites et illustrées, le plus souvent assez sommairement : on en trouvera la liste dans la mise au point de HENNIG (1948). Les références sur les Mycetophiloidea postérieures à cette date sont les suivantes : BRAUNS, 1954b (Sciophilinae, Mycetophilinae, gen. sp.) ; MATILE, 1962 (Gnoristinae : *Speolepta*) ; EBERHARD, 1970 (Sciophilinae : *Leptomorphus*, étude chronologique de la nymphose). Le travail le plus important est celui de PLACHTER (1979c), qui décrit les nymphes de *Boletina, Speolepta, Apolephthisa, Mycomya, Ectrepesthoneura, Sciophila, Phthinia, Mycetophila* et *Phronia*. En ce qui concerne les Ditomyiidae, il n'existe qu'un seul article postérieur à 1948, celui de MUNROE (1974) sur le genre *Symmerus*. Chez les Sciaridae, TUOMIKOSKI (1957) donne un important travail comprenant, outre des données générales, les descriptions de nymphes appartenant aux genres *Trichosia, Scythropochroa, Phytosciara, Neosciara, Xylosciara, Plastosciara* et *Zygoneura*. STEFFAN (1966) décrit celle de *Lycoriella* et PLACHTER (1979c), qui semble ignorer TUOMIKOSKI, celles de *Trichosia, Xylosciara* et *Plastosciara*. PLACHTER étudie également les nymphes de *Diadocidia* (Diadocidiidae) et de *Bolitophila* (Bolitophilidae).

Très peu de travaux ont été consacrés aux nymphes des Keroplatidae. Chez les Keroplatinae, MANSBRIDGE (1933) a décrit la nymphe d'une espèce indéterminée du complexe *Orfelia* (sous le nom de *Platyura*), PLACHTER (1979c) celles de *Keroplatus, Urytalpa* (*Platyura sensu* PLACHTER) et *Platyura* (sous le nom d'*Apemon*). Ce même auteur a étudié les nymphes de deux

Source : MNHN, Paris

espèces de *Macrocera*. En ce qui concerne les Arachnocampinae, nous disposons de données succintes et fragmentaires sur *Arachnocampa luminosa* dans les notes de HUDSON (1890), GATENBY (1959) et RICHARDS (1960). GATENBY & COTTON (1960) ont donné de cette espèce une description plus détaillée bien que les dessins au trait l'accompagnant soient assez approximatifs. Les autres travaux cités ne renferment que des photographies sans intérêt morphologique.

Arachnocampa luminosa (fig. 105-112)

Nymphe mûre : allongée, jaune, yeux composés noirs, ptérothèques et podothèques brunes. Abdomen marqué de taches brunes plus serrées de l'apex vers la base. Chez la nymphe femelle, les ovocytes sont visibles par transparence à travers le tégument.

Tête formée dorsalement de la plaque du vertex et de la base des cératothèques. Vertex

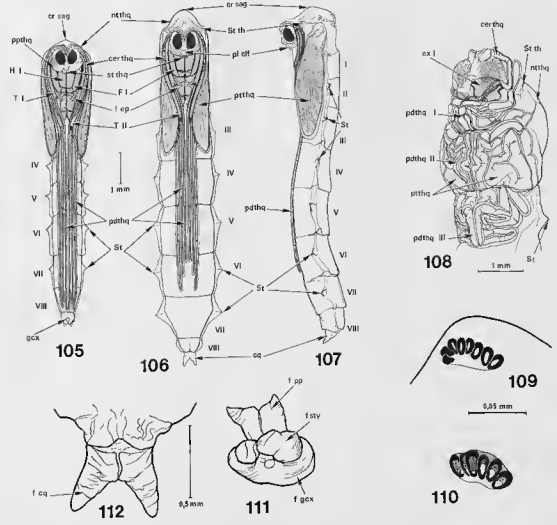


FIG. 105-112. — *Arachnocampa luminosa*, nymphe : 105, mâle, vue ventrale ; 106, femelle, vue ventrale ; 107, d°, vue latérale ; 108, nymphe jeune, tête et thorax, vue latéro-ventrale ; 109, stigmate thoracique (sur exuvie) ; 110, stigmate abdominal (d°) ; 111, femelle, apex de l'abdomen (d°) ; 112, mâle, apex de l'abdomen (d°).
certhq : cératothèque ; *cr sag* : crête sagittale ; *ex I* : exuvie larvaire ; *f cq* : fourreau des cerques ; *f ep* : fourreau de l'éperon ; *f gcx* : fourreau gonocoxal ; *f pp* : fourreau des paraproctes ; *f sty* : fourreau des gonostyles ; *F I* : fémur **I** ; *gcx* : gonocoxopodite ; *H I* : hanche 1 ; *ntthq* : notothèque ; *pdthq I, II, III* : podothèque **I**, **II**, **III** ; *pl clf* : plaque clypéofrontale ; *ppthq* : palpothèque ; *pthq* : ptérothèque ; *St* : stigmates abdominaux ; *St th* : stigmate thoracique ; *sthq* : stomatothèque ; *T I, II* : tibia **I**, **II** ; *I ... VIII* : segments abdominaux 1 ... VIII.

Source : MNHN, Paris

dépourvu de tubercules latéraux. Cératothèques longeant latéralement le vertex puis se recourbant entre la marge antérieure du thorax et la partie tibiale de la podothèque I, enfin entre les podothèques II et III, se terminant au niveau de l'apex des hanches antérieures. Plaque clypéofaciale bombée, nettement séparée par un sillon transversal en une aire faciale et une aire clypéale. Apex de la plaque clypéofaciale recouvrant légèrement la base de la stomatothèque, celle-ci large et courte. Palpothèques volumineuses, suivant la marge ventrale de la tête. Cette dernière, latéralement, recouvrant partiellement la podothèque I au niveau de l'apex du fémur, mais sans former d'angle saillant.

Thorax fortement arqué, surplombant la tête. Notothèque munie d'une crête sagittale qui s'étend de la marge postérieure du vertex, au-dessus de la région collaire (plus prononcée à ce niveau), puis progressivement atténuée jusqu'au tiers postérieur du scutum. Le triangle soyeux suspenseur de la nymphe, interprété tout d'abord comme partie intégrante de celle-ci (HUDSON, 1886) s'insère sur cette crête, le long de laquelle s'effectue aussi l'ouverture de l'enveloppe nymphale lors de l'éclosion de l'imago ; cette lame de soie est souvent conservée sur les nymphes fixés. Latéralement, au contact des cératothèques, s'élève un fort tubercule portant à son sommet le stigmate antérieur, divisé en sept ou huit orifices péritrématiques (fig. 109). Ptérothèques courtes, appliquées le long du corps, leur apex se situant un peu avant la marge postérieure du troisième segment abdominal. Fourreau des balanciers en grande partie dissimulé sous les podothèques. Celles-ci étroitement accolées les unes contre les autres, se recouvrant en partie, libres du reste du corps (matériel fixé). Hanches I ventrales à la tête, fémurs I remontant le long de celle-ci presque jusqu'au bord le plus dorsal des cératothèques. Tibias I redescendants, accolés contre les fémurs et un peu plus longs que ceux-ci, la podothèque élargie à l'apex pour former un étui triangulaire logeant l'éperon antérieur. Tibia II dissimulé à la base par le tibia I, tibia III presque entièrement caché par le II. Tarses de toutes les pattes distincts, disposés côte-à-côte. Éperons I-II distincts, III cachés par les ptérothèques. Femelle : podothèques n'atteignant pas la marge du segment abdominal VI, podothèque I plus courte que la II. Mâle : podothèques prolongées presque jusqu'à la marge du segment prégénital, les podothèques I plus longues que les II.

Abdomen : huit segments prégénitaux. Six paires de stigmates situées à l'apex d'expansions triangulaires des segments II-VII. Stigmates divisés en plusieurs orifices par les péritrèmes, comme les stigmates thoraciques et sensiblement de même taille que ceux-ci (fig. 110). Nymphe mâle : un fourreau gonocoxal prolongé par deux fourreaux gonostylaires ; un fourreau bifide loge le proctigère (fig. 111). Nymphe femelle : un fourreau pour le segment génital, suivi d'un fourreau cercal divisé en deux grandes expansions apicales en doigt de gant, renfermant les cerques (fig. 112).

Nymphe jeune : je dispose d'une nymphe au tout premier stade de son développement, dont la tête émerge tout juste de la capsule céphalique larvaire (fig. 108). À ma connaissance, ce stade n'a jamais été décrit chez les Mycetophiloidea. Coloration jaune, seuls les yeux d'un brun rougeâtre. Cératothèques fortement recourbées à l'apex, courtes, se terminant un peu au-dessous du niveau du milieu de l'œil. Stomatothèque et palpothèques dissimulées sous la capsule céphalique larvaire (fig. 108 : ex I). Podothèques I : fémurs sinueux, passant sous les cératothèques au niveau de leur angle apical, puis remontant le long du thorax jusqu'au niveau du bord dorsal des yeux ; tibias I également sinueux, suivant le trajet des fémurs ; tarses fortement contournés sur eux-mêmes. Podothèques II et III également fortement contournées, les II ne dépassant pas le niveau de l'apex des ptérothèques, les III celui du deuxième segment abdominal. Ptérothèques courtes, larges, contournées, repliées au niveau du premier segment abdominal. Fourreau des pièces génitales unique.

Macrocera fasciata (fig. 113-115)

Les premiers stades de *Macrocera luiea*, espèce-type du genre, demeurent inconnus. La description de la nymphe de *Macrocera* se fera donc sur *M. fasciata*. Je ne dispose que d'une nymphe très avancée, dont l'adulte est prêt à éclore (notothèque déjà ouverte dorsalement), et de quelques nymphes jeunes (yeux composés non encore colorés).

Nymphe mûre (femelle) : coloration jaune marqué de brun, la coloration imaginale visible

Source : MNHN, Paris

par transparence (bandes scutales et abdominales, taches pleurales). Yeux composés noirs. Ptérothèques, cératothèques, ainsi que les tibias et les tarses des podothèques, bruns. Appendices libres (matériel fixé).

Tête formée dorsalement de la plaque du vertex et du bord dorsal des articles flagellaires 1-2 des cératothèques. Celles-ci suivent le bord dorsal, puis postérieur, des yeux composés, pour se glisser entre les podothèques I et II, suivant la marge interne des ptérothèques et se prolongeant jusqu'à l'apex de la podothèque I. Plaque clypéofaciale petite, peu saillante, divisée en une aire faciale et une aire clypéale par un sillon transversal mousse peu visible. Sur la ligne médiane, la plaque clypéofrontale recouvre à peine la base de la stomatothèque. Stomatothèque courte et étroite. Palpothèques minces, longeant la marge ventrale de la tête et la marge basale des hanches antérieures ; terminées en

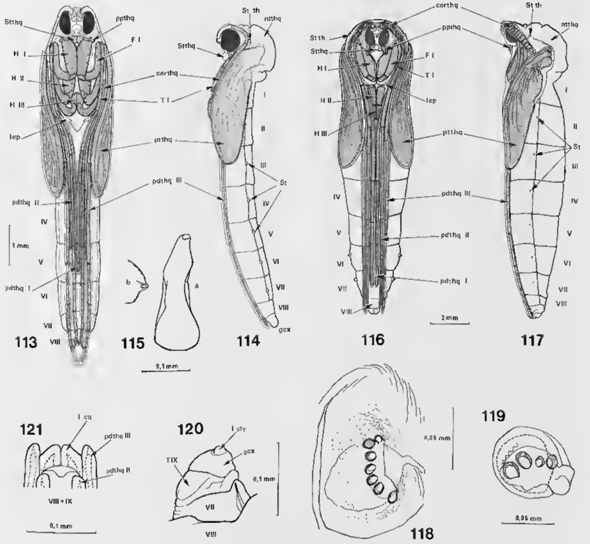


FIG. 113-121. — Nymphes : 113, *Macrocera fasciata*, nymphe âgée, imago femelle en voie d'éclosion ; 114, d°, nymphe jeune ; 115 : d°, stigmates — a, thoracique, b, abdominal ; 116, *Keroplatus tipuloides*, femelle, vue ventrale ; 117, d°, mâle, vue latérale ; 118, stigmate thoracique ; 119, stigmate abdominal ; 120, mâle, apex de l'abdomen, vue latérale ; 121, femelle, apex de l'abdomen, vue ventrale ; *certhq* : cératothèque ; *f cq* : fourreau des cerques ; *f sty* : fourreau des gonostyles ; *gcx* : fourreau des gonocoxopodites ; *H I, II, III* : hanche I, II, III ; *F I* : fémur I ; *fep* : fourreau de l'éperon antérieur ; *ntthq* : notothèque ; *pdthq I, II, III* : podothèque I, II, III ; *ppthq* : palpothèque ; *ptthq* : ptérothèque ; *St* : stigmates abdominaux ; *St th* : stigmate thoracique ; *Stthq* : stomatothèque ; *T I* : tibia I ; *I ... VIII* : segments abdominaux I ... VIII.

Source : MNHN, Paris

pointe au contact de l'apex des fémurs antérieurs. Enveloppe de la tête ne recouvrant pas les podothèques.

Thorax moins fortement arqué que chez *Arachnocampa*, la partie la plus haute du scutum ne dominant que légèrement le vertex. Stigmates thoraciques situés sur un tubercule tubuliforme, mince, ouverture unique, sans péritrème (fig. 115a). Ptérothèques notablement plus longues, en proportion, que chez *Arachnocampa*, dépassant largement l'apex du deuxième segment abdominal, appliquées le long de la face latéroventrale de l'abdomen. Fourreaux des balanciers entièrement dissimulés sous les ptérothèques latéralement, mais visibles en totalité dorsalement, entre les ptérothèques et le premier segment abdominal. Podothèques : hanches I recouvrant les II sauf apicalement et le long de la marge externe. Fémurs I fortement arqués, remontant le long des hanches jusqu'à leur base. Tibias I légèrement recourbés, redescendant dans leur premier tiers le long des fémurs I, puis s'en écartant pour se terminer au niveau de la courbure basale des fémurs III. À ce niveau, la podothèque s'élargit sur la ligne médiane ; les éperons antérieurs s'y logent. Fémurs II et III fortement arqués, appliqués les uns contre les autres, largement séparés des antérieurs sauf à l'apex. Fémurs II dissimulés par les tibias I sur les deux tiers apicaux. Tibias II recouvrant partiellement les III, les tibias II eux-mêmes entièrement dissimulés sous les tibias I en vue ventrale. De même, tibias III cachés sous les II. Éperons II-III invisibles. Tarses I, II et III disposés côte-à-côte, les podothèques serrées les unes contre les autres. Tarses I prolongés jusqu'à l'apex du quatrième segment abdominal, tarses II un peu après l'extrémité de l'abdomen, tarses III dépassant les II d'une longueur équivalente au dernier tarsomère et à l'acropode.

Abdomen (nymphe femelle) : sept segments prégénitaux distincts, le segment VIII en grande partie replié sous le VII dont seuls dépassent l'apex du sternite VIII, celui du tergite X et les cerques. Marge latérale des segments I-VI mince et aplatie. Segments II-VII avec une paire de stigmates simples situés à l'apex de petits tubercules triangulaires (fig. 115b). Enveloppe génitale non distinctement divisée en deux lobes pour le logement des cerques. Nymphe mâle : segment abdominal VIII distinct. Un fourreau gonocoxal et deux fourreaux gonostylaux, mais pas de thèque dorsale distincte pour le proctigère.

Nymphe jeune : entièrement jaune, la marge interne des ptérothèques un peu plus sombre. Podothèques ne dépassant pas l'extrémité de l'abdomen. Cératothèques interrompues un peu avant l'apex du troisième tarsomère I.

Keroplatus tipuloides (fig. 116-121)

Nymphe mûre (mâle). — Coloration jaune marqué de brun. Céphalothèque, notothèque, base des ptérothèques et des podothèques brun grisâtre, face dorsale de l'abdomen jaune-roux, avec une tache discale jaune sur les tergites IV-V, débordant légèrement sur le III.

Tête formée dorsalement de la plaque du vertex et de la moitié basale de la face dorsale des cératothèques. Celles-ci courtes et larges, suivant le bord dorsal des yeux composés, puis s'étendant en arrière au-dessus de l'articulation tibio-fémorale des pattes II-III. Plaque clypéofaciale large et plate, recouvrant nettement sur la ligne médiane la base de la stomatothèque. Aires faciale et clypéale séparées par un sillon transversal à peine visible. Stomatothèque très courte, bilobée. Palpothèques sphériques aplaties, pas plus longues que la stomatothèque.

Thorax peu arqué, la partie la plus haute du scutum située au niveau du vertex. Stigmates antérieurs situés sur un tubercule papilliforme dont l'apex porte une série de 7-8 orifices (fig. 118). Ptérothèques courtes, n'atteignant pas l'apex du troisième segment abdominal, étroitement appliquées le long de la face latéroventrale de l'abdomen. Fourreaux des balanciers entièrement dissimulés sous les ptérothèques latéralement, mais entièrement visibles dorsalement. Podothèques : hanches I recouvrant la moitié basale des hanches II. Fémurs I modérément arqués, remontant le long des hanches jusqu'à leur base. Tibias I suivant en redescendant le trajet des fémurs et se terminant au niveau de l'apex des hanches I. Enveloppe des éperons en triangle allongé, les deux fourreaux ne se rejoignant pas sur la ligne médiane. Seules les marges internes des fémurs et des tibias II-III visibles ventralement, les limites entre fémurs et tibias imprécises. Fourreaux des tarses disposés côte-à-côte, sans recouvrement. Tarses I prolongés jusqu'à l'apex du segment abdominal IV (mais

Source : MNHN, Paris

jusqu'à la moitié du VII sur la nymphe de la figure 116, pourtant moins avancée d'après sa coloration). Six stigmates abdominaux sur les segments II-VII, papilliformes, l'apex percé de 5-6 orifices (fig. 119).

Abdomen de la nymphe mâle (fig. 120) : segment abdominal VIII distinct. Un fourreau gonocoxal et deux fourreaux gonostylaux distincts, pas de fourreau pour le proctigère. Nymphe femelle (fig. 121) : segment abdominal VIII distinct. Enveloppe génitale distinctement divisée en deux lobes contenant les cerques.

Nymphe jeune : entièrement jaune, yeux rouges. Appendices comme chez la nymphe mûre.

Discussion

La plupart des traits de la nymphe tiennent à la morphologie imaginale, qu'elle préfigure en enveloppant l'adulte en voie d'achèvement. Elle a donc peu de caractères propres. *Arachnocampa* est remarquable par la crête longitudinale portée par la notothèque, et par la nette séparation des aires clypéale et faciale. *Macrocera* se distingue par ses stigmates simples et l'absence de lobes cercaux, et *Keroplatus* par l'absence de courbure des cératothèques (liée évidemment à la structure particulière des antennes de ce genre). *Keroplatus* et *Macrocera* diffèrent d'*Arachnocampa* par l'absence d'une thèque spéciale pour le proctigère chez la nymphe mâle.

L'aspect des podothèques de la nymphe jeune d'*Arachnocampa*, comme le prolongement des podothèques antérieures d'un exemplaire relativement âgé de *Keroplatus*, indiquent que le développement des fourreaux des pattes n'est pas forcément synchrone avec la pigmentation des téguments, et que le niveau abdominal atteint par ces thèques n'est pas forcément un bon caractère systématique, comme on le croyait auparavant.

On notera incidemment que les nymphes de Keroplatidae (et des Mycetophiloidea en général) présentent cependant un grand intérêt morphologique, non par elles-mêmes, mais du fait que le tégument larvaire, entièrement rejeté, demeure le plus souvent fixé à leur extrémité postérieure. Comme la découverte d'une nymphe conduit presque toujours à une éclosion si le cocon de nymphose n'est pas endommagé, on dispose ainsi à la fois de l'imago, de l'exuvie nymphale et de celle du dernier stade larvaire.

LA LARVE

Paradoxalement, la morphologie des larves de Mycetophiloidea est relativement mieux connue que celle des imagos, encore que la proportion des formes larvaires décrites par rapport aux adultes reste très réduite, comme le montre HENNIG (1948, fig. 9). On trouvera dans le travail de celui-ci une mise au point sur les publications antérieures, qu'il n'y a pas lieu de répéter ici. Je soulignerai cependant l'importance du mémoire de MADWAR (1937), qui représente une somme de connaissances à laquelle il a été peu ajouté jusqu'à ces dernières années et dont les figures ont été largement reprises dans la littérature.

Un certain nombre de publications postérieures à 1948 sur les larves de Mycetophiloidea méritent d'être citées, et sans doute en premier lieu celle de PERRAUDIN (1961) sur les Sciaridae. PERRAUDIN étudie en détail la morphologie céphalique de la larve d'un *Bibio* (Bibionidae) et lui compare celle d'un *Sciara* (sans doute en fait *Bradysia*) indéterminé. Cette étude a l'avantage de donner des noms aux différentes pièces de la tête, le plus souvent en rapport avec les insertions musculaires. PERRAUDIN met en évidence l'homogénéité de la structure céphalique des larves de Bibionomorpha et attire la première l'attention sur la nature probablement tentoriale du pont ventral postérieur des Sciaridae, par analogie avec les Bibionidae, chez lesquels les métatentorina se trouvent dans la même position que l'insertion du pont des Sciaridae. Cette nature tentoriale a été démontrée par moi-même chez les Mycetophilidae (MATILE, 1967) et acceptée ensuite par la plupart des auteurs, en particulier par DENIS & BITSCH (1973), avec la notable exception de HENNIG (1973), qui considère que le pont ventral postérieur des Mycetophiloidea est

Source : MNHN, Paris

sans doute une formation secondaire, opinion que les auteurs du « *Manual of Nearctic Diptera* » (TESKEY, VOCKEROTH, STEFFAN, 1981) semblent avoir suivie implicitement.

PERRAUDIN met également en évidence la nature hypostomiale du pont ventral antérieur des Sciaridae, chez lesquels il est incomplet, alors qu'il est entier chez les Mycetophilidae (MATILE, 1967). Le foramen occipital (ou foramen magnum) des Mycetophiloidea est donc fortement prolongé en avant et ventralement, puisque sa limite se situe à l'hypostome. Elle attire également l'attention sur le report vers l'intérieur des articulations mandibulaires, principalement les antérieures, assimile la base fixe de la maxille (plaque maxillaire) au cardo et étudie la structure complexe du labium-hypopharynx.

WHITTEN (1960) étudie le système trachéen des larves de Diptères, et particulièrement des Nématocères. Il fournit quelques éléments sur les Mycetophilidae, les Sciaridae et les Keroplatidae, mais fait surtout référence à des observations non publiées. Ainsi, il note que les Keroplatidae ont un système respiratoire particulier sur bien des points, qu'il ne décrit pas. Son travail est donc de peu d'utilité en ce qui nous concerne, d'autant que PLACHTER (1979b) a étudié les trachées des différents groupes de Mycetophiloidea avec beaucoup de précision.

En 1970, LAŠTOVKA publie un mémoire d'une grande importance sur la morphologie larvaire des Mycetophilidae, notamment du genre *Mycetophila*. Fondé sur des observations minutieuses et une méthodologie rigoureuse, ce travail fixe pour la première fois de nombreux caractères de valeur systématique chez les Mycetophiloidea. L'auteur se limite toutefois volontairement à la nomenclature et ne cherche pas à se prononcer sur les homologies des différents organes ou régions de la tête. Il se contente donc de conserver les noms proposés par MADWAR (1937), HENNIG (1948) et PERRAUDIN (1961), sans les commenter.

Enfin, paraissent deux articles remarquables de PLACHTER (1979a et b), consacrés le premier aux toiles sécrétées par les larves de Mycetophiloidea, à leur forme et à leur nature, et le deuxième à leur morphologie externe. Le premier article est presque entièrement original et appuyé sur d'excellents dessins et photographies au microscope électronique à balayage. PLACHTER souligne que les Mycetophiloidea font partie de ces rares Insectes terrestres qui construisent des toiles hautement évoluées. Il en distingue plusieurs types, dont le plus fréquent est celui composé d'une piste centrale, sur laquelle se tient la larve, amarrée au substrat par de nombreux fils, longs et réguliers, parsemés de gouttelettes aqueuses. Il note que la piste, en forme de tube ouvert chez les Mycetophilidae Sciophilinae (*sensu lato*), est en ruban chez les Keroplatinae et *Arachnocampa*, filiforme chez *Macrocera*. Dans ces derniers groupes, la toile est fortement acide, le pH étant compris entre 1,3 et 2,0. PLACHTER donne également des précisions sur la structure chimique des toiles, et note en particulier la haute teneur (40 %) en acides glutamique et aspartique du cocon de *Keroplatus*. Il assigne aux réseaux tissés par les larves de Mycetophiloidea un rôle de protection contre les prédateurs et les conditions abiotiques du milieu ainsi que, pour les Keroplatidae, dans la capture des proies.

La deuxième article de PLACHTER est lui aussi composé en majeure partie de données originales, mais les travaux antérieurs sont également exploités. Les données de cet auteur sont trop nombreuses pour être résumées ici ; nous évoquerons plus loin celles d'entre elles qui portent sur les Keroplatidae, tandis que certains points particuliers seront mentionnés dans les discussions.

Parmi les centaines d'espèces décrites chez les Keroplatidae, moins d'une trentaine sont connues, plus ou moins bien, à l'état larvaire. Les premières observations remontent à RÉAUMUR (1740), DE GEER (1776), BOSC (1803) et DUFOUR (1839a, b). Ces premiers travaux, illustrés de croquis approximatifs et souffrant souvent d'interprétations inexactes, ne sont plus guère utilisables à l'heure actuelle, encore que les données éthologiques citées par de tels naturalistes restent bien entendu toujours valables. Ce n'est que plus d'un siècle et demi après RÉAUMUR que quelques mémoires nous permettent d'obtenir des données précises sur la morphologie larvaire des Keroplatidae.

Chez les Arachnocampinae, la larve d'*A. luminosa*, spectaculaire par sa luminosité et son comportement, a fait l'objet de moins de travaux morphologiques que l'on pourrait le croire. Les publications sur cette espèce ne concernent presque toutes, en effet, que l'éthologie (voir Partie systématique), l'anatomie et la physiologie de l'organe lumineux (WHEELER & WILLIAMS,

Source : MNHN, Paris

1915 ; GOLDSCHMIDT, 1948 ; GANGULY, 1960 ; GATENBY, 1959, 1960a ; SHIMOMURA, JOHNSON & HANEDA, 1966 ; MEYER-ROCHOW & WALDWOGEL, 1979). On trouvera des synthèses sur ces divers travaux *in* MATILE (1970b), LLOYD (1978) et BUCK (1978), ainsi qu'une bibliographie exhaustive sur *A. luminosa* chez PUGSLEY (1983). Sa morphologie a fait l'objet d'une première étude précise d'EDWARDS (1934b), qui la compare à celles de *Keroplatus* (*sensu lato*) et de *Bolitophila*. Il y avait en effet doute à l'époque sur l'appartenance du genre aux Keroplatidae ou aux Bolitophilidae. EDWARDS résout le problème en relevant les nombreux points communs entre *Arachnocampa* et *Keroplatus* (en fait un *Cerotelion*, *C. lineatum*) : sécrétion d'une toile, prédation au moins partielle, longueur du corps, rétractilité de la tête, incision des plaques épicraniales, forme du labre et de la mandibule, réduction des antennes et absence de stigmates fonctionnels (voir p. 367).

Par la suite, deux articles seulement fournissent des données sur la morphologie larvaire d'*A. luminosa* : ceux de GATENBY (1959, 1960a). Cet auteur met notamment en évidence la présence de deux paires de stemmates. Pour le reste, les dessins sont fort inexacts et ces travaux n'ajoutent rien, au contraire, à celui d'EDWARDS. Enfin PLACHTER (1979b) fournit des données nouvelles sur les pièces buccales, illustrées de belles photographies au microscope à balayage, ainsi que sur les rangées de spinules tégumentaires qu'il a découvert chez *A. luminosa*. D'après HARRISON (1966), les larves des différentes espèces du genre *Arachnocampa* sont très similaires, et il y a donc tout lieu de penser que les observations données plus loin sur *A. luminosa* peuvent être généralisées à l'ensemble des Arachnocampinae.

Les données morphologiques publiées sur les larves des Macrocerinae ne sont guère plus riches que pour les Arachnocampinae. Un seul de leurs genres, *Macrocera*, est connu par les premiers stades, et jusqu'à ces dernières années nous ne disposions que de quelques informations et illustrations sur *M. stigma* (MANSBRIDGE, 1933) et *M. anglica* (MADWAR, 1935), deux espèces ouest-paléarctiques. MANSBRIDGE s'intéresse surtout à l'éthologie des Keroplatidae qu'il a observés, mais donne cependant un dessin d'ensemble de la larve de *M. stigma* et de sa capsule céphalique en vue ventrale, ainsi qu'une figure du labre. Le travail de MADWAR est beaucoup plus complet ; la segmentation, la tête et les pièces buccales sont envisagées, ainsi que le système nerveux et quelques données éthologiques. MADWAR n'a pas trouvé de stigmates, mais il a pu suivre les trachées jusqu'au tégument du prothorax et des sept premiers segments abdominaux. Il signale les conditions très favorables à la respiration cutanée des larves : nombreux replis abdominaux, minceur du tégument, qui porte un riche réseau de trachéoles, sécrétion d'une toile hygroscopique.

La larve de *Macrocera fasciata* se trouve souvent, en Europe, dans les grottes et les carrières souterraines (ENSLIN, 1906 ; MATILE, 1970b), où elle a parfois été confondue avec celle du Mycetophilidae *Speolepta leptogaster*. C'est probablement le cas des larves carnivores mentionnées sous ce dernier nom par CHEETHAM (1920), de celle citée par JEANNEL (1926) comme tissant une toile sur le guano, et en partie des larves carnivores décrites par THINÉS & TERCAFS (1972), également sous le nom de *Speolepta leptogaster*. Je n'ai pu élever que *M. fasciata* ; les premiers stades de *M. lutea* sont inconnus à ce jour, et c'est donc sur *M. fasciata* que la morphologie larvaire du genre sera étudiée. PLACHTER, lui, a élevé trois espèces : *M. fasciata, vittata* et *phalerata*, sur lesquelles il donne quelques observations biologiques et morphologiques. Le premier, il signale que les larves de Keroplatidae, y compris celles de *Macrocera*, ne sont pas réellement apneustiques, mais portent des stigmates réduits, peut-être non fonctionnels. Il étudie les pièces buccales de *M. vittata* et donne aussi quelques précisions et illustrations sur les deux autres espèces.

Les larves de Keroplatinae nous sont connues depuis RÉAUMUR (1740), qui a décrit les métamorphoses d'un Keroplatidae que LATREILLE (1809) rapporte à *Keroplatus tipuloides* Bosc, seule espèce européenne connue à l'époque. J'ai retracé l'histoire du « Ver de la Tipule de l'Agaric » de RÉAUMUR et montré que l'espèce observée par l'illustre naturaliste était en fait le *Keroplatus dispar* de DUFOUR (MATILE, 1986c). Celui-ci étudie avec la minutie qu'on lui connaît les larves de *K. tipuloides* et nous en donne une description relativement satisfaisante pour l'époque et l'optique dont il disposait. Il confond cependant les antennes avec les yeux et les « filières » qu'il mentionne, encore citées par SÉGUY en 1940, ne sont en fait que la zone

Source : MNHN, Paris

fortement sclérifiée correspondant au renforcement du cadre oral (ce sont les « deux petits crochets » de RÉAUMUR).

On ne trouve plus de description de *K. tipuloides* avant 1982, date à laquelle SANTINI consacre à cette espèce un article fort intéressant portant surtout sur la biologie de l'espèce, mais comprenant quelques données morphologiques. Depuis sa description par BOSC en 1792, l'espèce n'était connue que par la capture de quelques imagos. Le premier, SANTINI met en évidence la luminosité de la larve, de la nymphe et des adultes. Cependant WAHLBERG, dés 1839, avait fait connaître ce phénoméne chez son *K. sesioides*. En fait, aprés examen des types, les deux espéces sont synonymes (MATILE, 1986c).

DUFOUR donne quelques éléments sur l'anatomie de la larve de *K. dispar* en 1851 ; STAMMER (1933) fournit quelques données anatomiques sur *K. testaceus*. Il en signale également la luminosité, qui n'a jamais été observée par la suite. KATO (1953) signale bien la luminosité de « *K. testaceus biformis* » Okada et de *K. nipponicus* Okada, mais *K. testaceus biformis* représente en fait une espéce distincte, beaucoup plus proche de *K. tipuloides* que de *K. testaceus* (MATILE, 1986c). Enfin SANTINI (1980) décrit la luminescence blanc-bleuâtre d'un *Keroplatus* qu'il rapporte à *K. testaceus* mais qui est en fait *K. reaumurii* (MATILE, 1986c). Il y a donc des chances pour que toutes les larves de *Keroplatus* soient luminescentes, encore que cette luminosité soit particuliérement faible et difficile à observer.

Par ailleurs, PLASSMANN (1969) a décrit et illustré la larve de *K. testaceus* et mentionné les différences morphologiques entre *Keroplatus* et *Cerotelion*, comme l'ont fait la même année MATILE & BURGHELE-BALACESCO. KRIVOSHEINA & MAMAEV (1967) figurent quelques éléments céphaliques de la larve de *K. testaceus* et donnent des dessins plus complets d'une espéce indéterminée du même genre. MATILE (1970c) décrit la larve de l'espéce afrotropicale *K. heimi* et publie en 1974 une clé de détermination des espéces centrafricaines de Keroplatidae basée sur la coloration des larves vivantes (MATILE, 1974a).

De bonnes descriptions de *Cerotelion lineatum* ont été données par MANSBRIDGE (1933) et surtout MADWAR (1937). HICKMAN (1965) a étudié et figuré la larve de l'extraordinaire *Planarivora insignis*, connu de Nouvelle-Zélande, mais dont j'ai signalé par la suite l'existence du genre en Amérique du Sud (MATILE, 1981b). Cette larve est parasite de Planaires terrestres ; elle présente la particularité de posséder des stigmates fonctionnels et des crochets ventraux très bien développés, tandis que les stades larvaires sont réduits á deux.

Les descriptions de MANSBRIDGE (1933) sur *Orfelia* sp., FULTON (1941) sur *Platyura fultoni* (en fait *Neoplatyura* ou bien un genre inédit), LANE & STÜRM (1958) et MATILE (1977b) sur divers *Neoditomyia*, MATILE (1970c, 1974a) sur *Heteropterna* et *Tergostylus* (sous le nom d'*Euceroplatus*) sont purement systématiques. Notons toutefois l'intérêt de *Platyura fultoni*, dont la luminosité larvaire a été découverte par FULTON (1939) tandis que BASSOT (1981) élucidait la structure fine de ses organes lumineux, et le beau travail d'éthologie de STÜRM (1973) sur les larves de *Neoditomyia andina* et *colombiana*.

Enfin PLACHTER (1979b) fournit des données originales et bien documentées sur *Orfelia fasciata*, *Urytalpa ochracea*, *Platyura marginata*, ainsi que quelques données complémentaires, surtout photographiques, sur *K. testaceus*[16] et *C. lineatum*.

De l'ensemble des données fournies par la littérature, il est possible de définir les larves de Keroplatidae comme des larves eucéphales, vermiformes ou hirudiniformes, à capsule céphalique presque entiérement rétractile dans le thorax et plus ou moins quadrangulaire, et abdomen entiérement ou en trés grande partie annelé secondairement (*cf.* habitus, fig. 122, 151, 179). Stigmates prothoraciques et abdominaux réduits, probablement non fonctionnels. Coloration vive. Larves vivant dans des toiles ou des nappes soyeuses destinées á capturer des proies vivantes ou á récolter les spores des carpophores sous lesquels elles sont construites.

Par ailleurs, l'une de leurs tendances évolutives majeures est la bioluminescence, tendance qui s'exprime par différentes voies : modification des

16. Toutefois l'examen du matériel de référence déposé par cet auteur au Musée de Munich montre qu'il a eu affaire à deux espéces, *K. testaceus* et *K. dispar*. Tant que ces deux espéces n'auront pas été étudiées á nouveau, il n'est pas possible de savoir á laquelle se rapporte l'une ou l'autre des photographies de PLACHTER ; j'ai ici attribué, « par défaut » ses données á *K. testaceus*.

Source : MNHN, Paris

tubes de Malpighi chez les Arachnocampinae, des cellules du corps gras chez le genre *Keroplatus*, cellules sécrétrices géantes fixées sur une fibre musculaire chez *Platyura fultoni*.

Les trois genres-types des sous-familles, *Arachnocampa*, *Macrocera* et *Keroplatus*, seront étudiés sur des larves au dernier stade ; les quelques larves plus jeunes disponibles n'ont pas montré de différences significatives avec celles du dernier stade.

TÊTE

La tête des larves des Mycetophiloidea, entière, bien sclérifiée et portant de nombreux caractères, en est la partie la mieux étudiée. La plupart des références morphologiques citées plus haut comprennent des renseignements sur cette région, et je ne donnerai de références bibliographiques sur les organes céphaliques qu'au sujet de points particuliers de la discussion. La terminologie utilisée sera dans la mesure du possible celle de TESKEY (1981), éventuellement complétée par celles de PERRAUDIN (1961) et LAŠTOVKA (1970). La description de la tête d'*Arachnocampa luminosa* sera plus détaillée et servira de référence pour la définition des structures céphaliques.

Arachnocampa luminosa (fig. 123-150)

Tête largement ouverte en arrière par le foramen magnum (ou occipital), limitée dorsalement par la région clypéofrontale et les gènes, ventralement par les pièces buccales en avant, les gènes latéralement et le foramen magnum médialement et postérieurement ; latéralement, limitée par les gènes, en avant par le labre.

Crâne. — Formé par trois sclérites, l'un dorsal, impair, et les deux autres pairs, latéroventraux ; fortement rétréci latéralement, en arrière des antennes, où il est comme pincé (fig. 123 : retr postant).

Le *foramen magnum* forme un diédre à près de 90°, dont l'arête est formée par le pont tentorial, qui le divise ainsi en une zone postérieure et une zone ventrale. La zone postérieure, subverticale, occupe presque toute la partie postérieure de la tête et déborde sur la face dorsale au niveau des incisions postérieures des gènes (fig. 123 : for mag p). La zone ventrale est étroite et allongée ; elle s'étend jusqu'au niveau du rétrécissement postantennaire du crâne (fig. 124 ; for mag v).

La *région clypéofrontale*, sur la face dorsale du crâne, est formée d'un apotome (fig. 123, 126 : ap clfr) délimité par deux sillons formant un V fortement rétréci en arrière et qui s'étend du labre au bord postérieur de la capsule céphalique (fig. 123, 126-127 : si ep). Ces sillons représentent les lignes d'exuviation qui existent, plus ou moins développées, chez tous les Diptères Nématocères. Il s'agit de la suture en Y, suture frontale ou suture épicraniale des auteurs. SNODGRASS (1947) a montré qu'il ne s'agissait pas

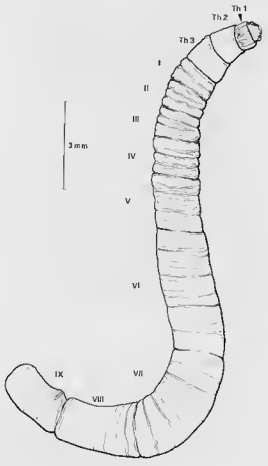


FIG. 122. — *Arachnocampa luminosa*, vue d'ensemble d'une larve fixée, face dorsale (segment IX en position sub-latérale).

Th 1, 2, 3 ; segment thoracique 1, 2, 3 ; *I ... IX* : segments abdominaux I ... IX

Source : MNHN, Paris

d'une suture vraie, mais d'une simple ligne de moindre résistance ; nous adopterons pour elle le nom de sillon épicranial. En avant, ce sillon passe dorsalement au socle antennaire, et s'efface progressivement pour rejoindre l'invagination prétentoriale. À ce niveau, il n'est plus visible qu'à très fort grossissement (fig. 140). En arrière, les deux sillons se rejoignent au bord du crâne en une zone membraneuse plus large qui correspond à la « suture coronale » des auteurs. Comme il ne s'agit pas non plus d'une vraie suture, nous la nommerons aire coronale (fig. 123 : ai cor).

En avant, l'apotome clypéofrontal est séparé du labre par la suture clypéolabrale, largement effacée au milieu (fig. 123, 126 : sut clyplbr). Une série de sillons irréguliers, en arrière de la suture clypéolabrale, divise l'apotome en une aire clypéale réduite et une aire frontale bien développée (fig. 123 : ai clyp, ai fr). L'aire clypéale porte deux paires de pores (*porenkanal* de PLACHTER, 1979b), la paire médiane plus grande que l'externe (fig. 123 : p clyp). L'aire frontale en compte cinq paires, dont la médiane antérieure est la plus grande et semble divisée en deux (fig. 123 : p fr).

Les gènes (lateralia, plaques épicraniales) sont fortement convexes et occupent la majeure partie de la capsule céphalique. Elles prennent naissance dorsalement de chaque côté du sillon épicranial et se recourbent ventralement vers la face ventrale de la tête. À ce niveau, elles ne se rejoignent pas mais restent séparées en avant par la région maxillaire, en arrière par le foramen magnum et le pont tentorial (fig. 124). Il n'y a donc pas de pont hypostomien. Les gènes sont renforcées sur le périmètre du foramen magnum pour former la carène postoccipitale, plus fortement sclérifiée et tranchant sur le reste du crâne par sa couleur brune (fig. 123-125 : car postoc). La carène postoccipitale est surtout forte au niveau des profondes incisions dorsales des gènes. Elle correspond au « renforcement postérieur du crâne » des Sciaridae (PERRAUDIN, 1961), et est séparée du reste des gènes par un sillon postoccipital peu visible (fig. 123 : si postoc).

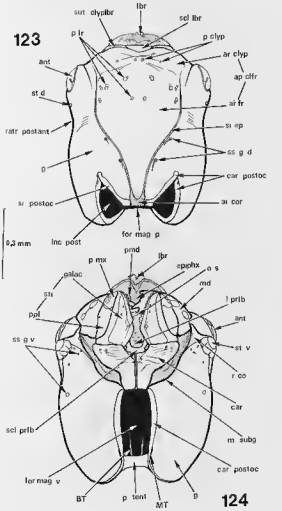
Les gènes limitent en arrière et latéralement le logement des pièces buccales, formant ainsi le cadre oral de PERRAUDIN. Ce cadre présente en avant une sclérification plus prononcée (renforcement du cadre oral de PERRAUDIN), qui s'étend du stigmate ventral á l'articulation ventrale de la mandibule (fig. 124-125 : rco). À ce niveau, et juste à sa marge interne, il porte un pore sensoriel. Dorsalement, le long de la moitié postérieure du sillon épicranial, les gènes portent deux paires de soies sensorielles (fig. 123 : ss g d). Il en existe également un groupe de quatre, plus petites, sous le stemmate ventral, ainsi qu'un pore latéral plus grand au niveau du rétrécissement postantennaire du crâne (fig. 123 : ss g v).

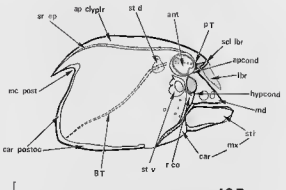
Une surface délimitée par la partie antérieure du sillon épicranial, latéralement par la marge antérieure du socle antennaire et ventralement par le renforcement du cadre oral, sera nommée ici aire paraclypéale (fig. 126 : ai pclyp). Sa marge dorsale tout à fait antérieure est formée par l'invagination prétentoriale (fig. 133, 141 : PT). À sa limite avec le socle antennaire, un petit phragme se détache pour rejoindre, á l'intérieure de la capsule céphalique, le phragme antennaire dorsal ; nous l'appellerons phragme paraclypéal (fig. 132 : phr pclp). Phragme antennaire dorsal (fig. 132 : phr ant d) et phragme paraclypéal forment un diédre et sont nettement séparés par un sillon.

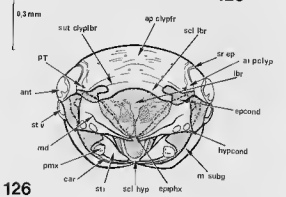
Antennes et stemmates. — Les gènes portent latéralement les antennes et deux paires de stemmates. Les *antennes* (fig. 123-127 : ant)

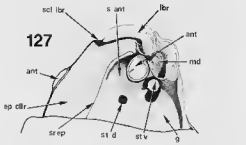
FIG. 123-130. — *Arachnocampa luminosa*, larve, tête : 123, vue dorsale ; 124, vue ventrale ; 125, vue latérale ; 126, vue frontale ; 127, tête non potassée émergeant du prothorax ; 128, moitié du labre, face ventrale ; 129, mandibule, face ventrale — a, apex, larve jeune ; 130, mandibule, face dorsale.
ai clyp : aire clypéale ; *ai cor* : aire coronale ; *ai fr* : aire frontale ; *ai pclyp* : aire paraclypéale ; *ant* : antenne ; *ap clyp* : apotome clypéofrontal ; *BT* : bras tentorial ; *car* : cardo ; *car postoc* : carène postoccipitale ; *dt pmd a* : dents prémandibulaires accessoires ; *dt pmd p* : dents prémandibulaires principales ; *ep cond* : épicondyle ; *epiphx* : épipharynx ; *for mag p* : partie postérieure du foramen magnum ; *for mag v* : partie ventrale du foramen magnum ; *g* : gène ; *galac* : galéolacinia ; *hypcond* : hypocondyle ; *inc post* : incision postérieure ; *lbr* : labre ; *l inc* : lobe inciseur ; *l prlb* : lobe prélabial ; *md* : mandibule ; *m subg* : marge subgénale ; *MT* : métatentorina ; *mx* : maxille ; *o s* : orifice salivaire ; *p clyp* : pores clypéaux ; *p fr* : pores frontaux ; *pmd* : prémandibule ; *pmx* : palpe maxillaire ; *ppf* : palpifère ; *pr* : prosthèca ; *prmd* : prémandibule ; *PT* : prétentorina ; *p tent* : pont tentorial ; *r co* : renforcement du cadre oral ; *retr postant* : rétrécissement postantennaire ; *s ant* : socle antennaire ; *scl hyp* : sclérite hypopharyngien ; *scl lbr* : sclérite labral ; *scl prlb* : sclérite prélabial ; *si ep* : sillon épicranien ; *si postoc* : sillon postocipital ; *si sag* : sillon sagittal ; *ss g d* : sensilles génales dorsales ; *ss g v* : sensilles génales ventrales ; *st d* : stemmate dorsal ; *sti* : stipes ; *st v* : stemmate ventral ; *sut clypfr* : suture clypéofrontale ; *sut clyplbr* : suture clypéolabrale ; *tor* : torma.

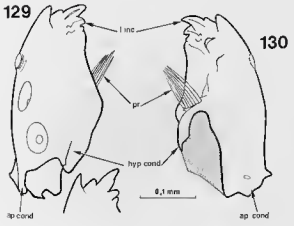
Source : MNHN, Paris

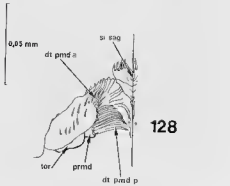












Source : MNHN, Paris

prennent la forme d'une cupule en verre de montre posée sur un socle fortement sclérifié, sauf en arrière où il s'efface progressivement. La cupule porte deux zones sensorielles. La première est dorsale et allongée ; elle est munie d'une sensille apicale ronde (fig. 142-143 : za). La deuxième est triangulaire à angles arrondis et porte deux sensilles (fig. 142, 144 : zt). Le socle antennaire est légèrement surélevé, largement effacé en arrière et latéralement à la face externe, mais délimité à la face interne du crâne par deux phragmes, l'un dorsal, l'autre ventral (fig. 132 : phr ant d, phr ant v). Le phragme dorsal est mince en arrière et fortement élargi en avant, où il se prolonge par le processus épicondylien pour former l'articulation dorsale avec l'épicondyle de la mandibule (fig. 132 : pr epcond, epcond). Le phragme ventral se détache de la face ventrale du phragme dorsal et borde la marge ventrale de l'antenne.

Il existe deux paires de *stemmates*, l'une dorsale, derrière le socle antennaire, l'autre ventrale, immédiatement en-dessous de ce socle. Les stemmates dorsaux sont bien visibles sur l'animal vivant ou fixé, sous forme de deux petites taches circulaires, noires. Par contre, ils sont très difficiles à localiser après potassage et invisibles au microscope électronique à balayage. Ils prennent la forme d'une simple cupule renfermant des granules pigmentés et recouverts d'une aire cuticulaire plane et transparente, en continuité avec le reste du tégument (fig. 123, 125, 127 : st d). Les stemmates ventraux sont portés par un socle saillant fortement pigmenté et recouverts d'une lentille cristalline convexe (fig. 124, 127, 132 : st v). Ils contiennent également des granules pigmentés. Le socle des stemmates ventraux est prolongé à l'intérieur de la capsule céphalique par un phragme court, oblique et fortement sclérifié, nommé ici phragme ocellaire (par analogie, et non par homologie) (fig. 132 : phr oc).

Tentorium (fig. 131-133, 145, 147). — La capsule céphalique est renforcée à l'intérieur par deux bras tentoriaux (BT) très fins mais qui s'étendent transversalement et en oblique, légèrement sinueux, du socle antennaire au pont tentorial postérieur. Les prétentorina, nous l'avons dit, sont situés à la limite externe de l'aire paraclypéale (fig. 140, 142 : PT). Les bras tentoriaux s'enfoncent à travers le phragme antennaire dorsal (fig. 132, 147), traversant toute la longueur des gènes pour s'insérer de part et d'autre de la ligne médiane du pont tentorial (fig. 133). Les métatentorina s'ouvrent dans la carène postoccipitale juste en arrière du pont (fig. 124 : MT). Elles ne sont pas reconnaissables en tant que telles sur des exemplaires potassés, mais sont bien visibles en microscopie électronique à balayage. Le pont tentorial postérieur, court et étroit, joint les deux gènes au-dessous des métatentorina (fig. 145). Entièrement transparent, il n'est visible qu'après enlèvement de la membrane collaire et coloration ; c'est pourquoi il a échappé jusqu'ici (comme d'ailleurs les bras tentoriaux) à tous les auteurs ayant étudié cette espèce.

Pièces buccales. — Le *labre* est en continuité dorsalement avec le plan de l'apotome clypéofrontal (fig. 123-127 : lbr), dont il est séparé par une suture clypéolabrale peu distincte, effacée au milieu (sut clyplbr). Il est soutenu à la base et dorsalement par un sclérite labral (scl lbr ; postlabrum de LAŠTOVKA, 1970) transverse, recourbé ventralement sur lui-même pour soutenir les côtés de la paroi épipharyngienne (c'est-à-dire la face orale du labre). Le lobe labral lui-même est membraneux et transparent. À fort grossissement, on constate qu'il est formé de lobes polygonaux plus ou moins régulièrement disposés (fig. 146, 148). Dorsalement, le labre porte une paire de soies sensorielles et deux paires de courtes sensilles en massue, ainsi qu'un sillon sagittal bordé de lobes plus grands et moins saillants. À l'apex, de part et d'autre de ce sillon médian, se trouve une zone sensorielle à tubercules spiniformes dressés et portant une grosse sensille munie d'un poil encastré subapical.

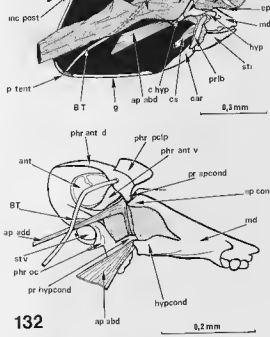
Ventralement, le labre est divisé en trois zones (fig. 128). Une zone externe est lisse et porte quelques épines dressées. Une aire antérieure comprend au milieu la partie ventrale des zones sensorielles situées de part et d'autre du sillon sagittal et, de chaque côté, une zone plissée obliquement. Enfin, la troisième zone est celle des prémandibules. La torma (fig. 128 : tor) s'insère indistinctement à l'extrémité du sclérite labral et s'articule à l'apex avec la prémandibule proprement dite (prmd), petite mais mieux sclérifiée (d'après TESKEY, 1981, le terme de prémandibule doit être affecté à ce sclérite, souvent confondu avec la torma, et non aux éventails de soies qu'il porte, comme le font de nombreux auteurs ; j'ai ici suivi TESKEY). Deux de ces

Source : MNHN, Paris

éventails s'insèrent sur la prémandibule. Le premier est formé de soies sclérifiées, longues et serrées ; c'est la prémandibule principale de PLACHTER (ici dents prémandibulaires principales, dt pmd p). Le second (dt pmd a) est composé de soies plus courtes, transparentes et plus largement espacées (prémandibule accessoire de PLACHTER). Le long de la ligne médiane de l'épipharynx, se trouve une sclérification plus prononcée. Elle est dans la position de la barre palatine, ou épipharyngienne, de certaines larves de Nématocères, mais son homologie ne pourra être établie que si l'on constate que des muscles compresseurs du labre s'y insèrent.

Les *mandibules* (fig. 129-130) sont situées au repos dans le plan transversal de la tête ; elles sont alors largement dissimulées par les maxilles. Leur mouvement se fait dans le plan horizontal et vers l'avant ; dans ce cas, leur moitié apicale est visible dorsalement de part et d'autre du labre. Les deux articulations mandibulaires sont situées dans le même plan vertical (fig. 132) ; on ne peut donc pas parler d'articulations antérieure et postérieure de la mandibule comme il est classique de le faire. L'épicondyle est dorsal ; il entre en relation avec les aires paraclypéale et antennaire, comme il a été dit plus haut, l'articulation se faisant au niveau d'un processus épicondylien émanant du phragme antennaire dorsal, sans participation du phragme paraclypéal (fig. 132 : epcond, pr epcond). L'hypocondyle se situe au niveau du renforcement postérieur de l'aire subgénale, l'articulation étant réalisée, du côté génal, par un fort processus hypocondylien interne fusionné à la base avec le phragme ocellaire (fig. 132 : hypcond, pr hypcond). Les apodèmes des tendons adducteur et abducteur de la mandibule sont fortement sclérifiés. Celui de l'adducteur est mince et en forme de T ; celui de l'abducteur est simple et forme une large lame (fig. 132 : ap add, ap abd).

La mandibule elle-même forme une pyramide à trois faces, dorsale, ventrale et interne, la jonction des faces dorsale et ventrale étant



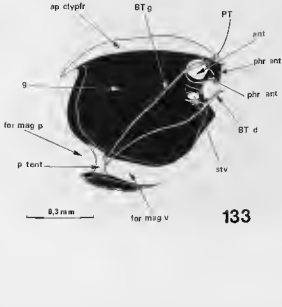


FIG. 131-133. — *Arachnocampa luminosa*, larve, tête : 131, vue interne, gène et pièces buccales droites enlevées ; 132, zone articulaire de la mandibule, vue interne ; 133, rapports du tentorium.

ant : antenne ; *ap abd* : apodème abducteur de la mandibule ; *ap add* : apodème adducteur de la mandibule ; *ap clfr* : apotome clypéofrontal ; *BT* : bras tentorial ; *BT d* : bras tentorial droit ; *Bt g* : bras tentorial gauche ; *car* : cardo ; *c hyp* : cadre hypopharyngien ; *clb* : cibarium ; *cs* : canal salivaire ; *ephx* : épipharynx ; *ep cond* : épicondyle ; *for mag p* : partie dorsale du foramen magnum ; *for mag v* : partie ventrale du foramen magnum ; *g* : gène ; *hyp* : hypopharynx ; *hypcond* : hypocondyle ; *inc post* : incision postérieure ; *lbr* : labre ; *md* : mandibule ; *oes* : œsophage ; *phr ant d* : phragme antennaire dorsal ; *phr ant v* : phragme antennaire ventral ; *phr oc* : phragme ocellaire ; *phr pclp* : phragme paraclypéal ; *phx* : pharynx ; *pr d* : processus dorsal ; *pr epcond* : processus épicondylien ; *pr hypcond* : processus hypocondylien ; *prlb* : prélabium ; *PT* : prétentorina ; *p tent* : pront tentorial ; *stl* : stipes ; *st v* : stemmate ventral.

Source : MNHN, Paris

mousse et arrondie. La face ventrale de la mandibule (fig. 129) porte trois aires hyalines subcirculaires dont les deux basales sont les plus grandes. Ces aires sont représentées en saillies lenticulaires par PLACHTER ; en réalité, on peut constater en microscopie optique comme en balayage qu'elles sont déprimées ; elles portent un tout petit tubercule central (fig. 149). La pointe de la pyramide mandibulaire forme le lobe inciseur, composé de dents irrégulières, deux fortes et trois faibles (fig. 129-130 : 1 inc). On notera que les figures 129-130 ont été réalisées d'après la mandibule d'une exuvie du dernier stade : les dents en sont usées. Elles sont nettement plus aiguës sur une larve plus jeune, comme on le voit sur la figure 129a. La face dorsale de la mandibule (fig. 130) porte deux dents supplémentaires subapicales, ainsi que la

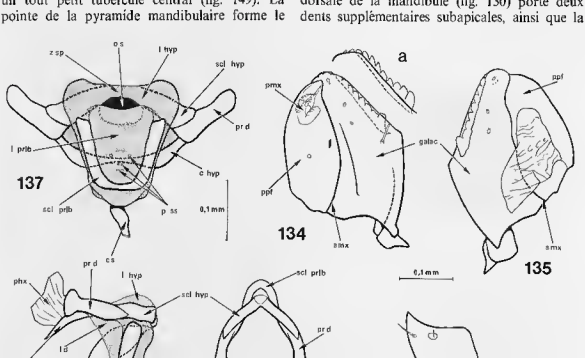
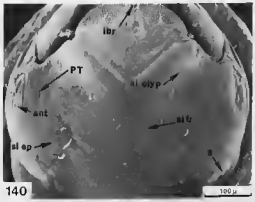


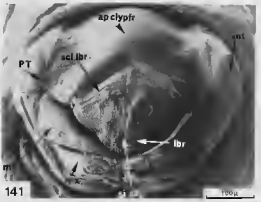
FIG. 134-139. — *Arachnocampa luminosa*, larve, tête : 134, maxille, stipes, face ventrale — a, apex, larve jeune ; 135, ♂, stipes, face dorsale ; 136, ♂, cardo, face ventrale ; 137, complexe labium-hypopharynx, vue paraventrale ; 138, ♂, vue latérale ; 139, ♂, sclérites, vue paradorsale.
c hyp : cadre hypopharyngien ; *cs* : canal salivaire ; *galac* : galéolacinia ; *ld* : lobe dorsal ; *l hyp* : lobe hypopharyngien ; *o s* : orifice salivaire ; *phx* : pharynx ; *pmx* : palpe maxillaire ; *prd* : processus dorsal ; *pss* : pores sensoriels ; *scl hyp* : sclérite hypopharyngien ; *scl prb* : sclérite prélabial ; *smx* : suture maxillaire ; *z sp* : zone spinuleuse.

FIG. 140-150. — *Arachnocampa luminosa*, larve, tête : 140, vue dorsale ; 141, vue frontale ; 142, antenne et aire paraclypéale, vue latéro-dorsale ; 143, zone allongée de l'antenne ; 144, zone triangulaire de l'antenne ; 145, foramen occipital et pont tentorial ; 146, labre, mottié gauche, vue frontale ; 147, le bras tentoriaL s'enfonçant dans la capsule céphalique ; 148, apex du labre, vue frontale ; 149, mandibule, vue frontale ; 150, apex du stipes de la maxille, vue ventrale.
ai clyp : aire clypéale ; *ai fr* : aire frontale ; *ap clypfr* : apotome clypéofrontal ; *BTA* : bras tentorial antérieur ; *dep ss* : dépressions sensorielles ; *ep cond* : épicondyle ; *galac* : galéolacinia ; *g* : gène ; *hypcond* : hypocondyle ; *lbr* : labre ; *md* : mandibule ; *mx* : maxille ; *pmx* : palpe maxillaire ; *ppf* : palpifère ; *PT* : prétentorina ; *P Tent* : pont tentorial postérieur ; *si ep* : sillon épicranien ; *sm* : sillon médian du labre ; *si sag* : sillon sagittal du labre ; *za* : zone sensorielle allongée de l'antenne ; *zt* : zone sensorielle triangulaire de l'antenne.
MEB, photos J. Boudinot. Numérotation des sensilles d'après Laštovka (1970).

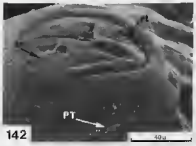
Source : MNHN, Paris



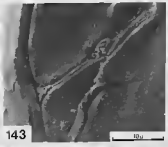
140



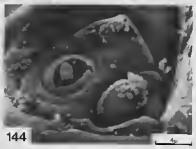
141



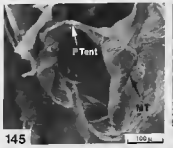
142



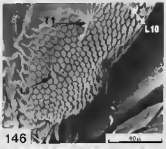
143



144

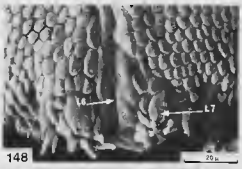


145

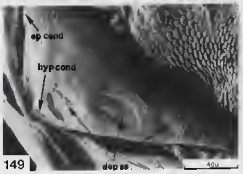


146

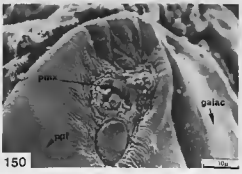
147



148



149



150

Source : MNHN, Paris

prostheca, formée de six soies hyalines disposées en éventail. La base épicondylienne de la face ventrale porte également un pore sensoriel. La face interne de la pyramide est largement membraneuse à la base et ne porte pas de structures particulières.

Les *maxilles* (fig. 134-136) sont formées de deux lamelles, l'une, antérieure, mobile, l'autre, postérieure, fixe. La lamelle postérieure, ou plaque maxillaire, représente selon la plupart des auteurs le cardo. Sa partie interne est beaucoup moins sclérifiée que l'externe, l'ensemble formant un sclérite approximativement en équerre (fig. 136). Le cardo porte deux soies sensorielles à l'angle antéro-externe ; la plus externe est longue et son insertion est petite. Inversement, l'interne est courte et située sur une large zone d'insertion. L'angle antéro-interne du cardo porte deux pores, l'antérieur petit, le postérieur grand.

La partie mobile de la maxille est le stipes (fig. 134-135). Celui-ci est divisé en deux lobes dont l'externe est nettement moins sclérifié que l'interne. C'est le palpifère, qui porte le palpe maxillaire à proximité de l'apex. Le palpe est formé d'une zone à microplissements englobant une série de neuf sensilles, dont une basale très grande, surmontée de deux moyennes et de six plus petites (fig. 134, 150). Outre le palpe, le palpifère porte un pore sensoriel médian. Dorsalement, il est en partie membraneux et déborde sur le stipes, recouvrant la suture maxillaire qui sépare les deux lobes (fig. 135). Le lobe interne du stipes est appelé ici galéolacinia. Pour PLASSMANN (1969), la partie dentée de ce lobe correspond à la lacinia, le reste à la galéa. Cette supposition ne paraît pas morphologiquement fondée, galéa et lacinia étant à l'origine deux endites mobiles possédant chacun un muscle. Ici, en effet, il n'y a qu'un seul muscle maxillaire inséré sur un court processus basal et interne du stipes. J'assimile donc ce lobe interne à une galéa et une lacinia fusionnées, dont les territoires ne sont pas distincts. La partie dentée de la galéolacinia est composée de 11 dents de taille décroissante de la base vers l'apex. On notera comme précédemment au sujet de la mandibule que les figures 134 et 135 ont été réalisées sur une exuvie du dernier stade : les dents dépassent à peine le bord interne de la galéolacinia. Elles sont beaucoup plus saillantes sur des larves moins âgées, comme le montre la figure 134a. La galéolacinia porte encore trois pores entre la rangée de dents et la suture maxillaire. Le pore apical est le plus grand ; il est doté d'un tout petit pore annexe. Basalement à la dent basale se trouve de plus une longue soie sensorielle.

Le *labium-hypopharynx* (fig. 137-139) est formé de lobes membraneux soutenus par un certain nombre de sclérites. Les lobes membraneux sont au nombre de trois : un antérieur et un postérieur, tous deux ventraux, et un dorsal (fig. 138). Le canal salivaire, élargi au niveau du labium-hypopharynx, passe entre ces trois lobes, qui forment ainsi un petit salivarium (fig. 137-138 : cs).

Le lobe antéro-ventral est séparé du lobe postéro-ventral par l'ouverture du canal salivaire (fig. 137 : os). Cet orifice permet ainsi de distinguer le territoire labial du territoire hypopharyngien. Le lobe antéro-ventral sera donc appelé lobe hypopharyngien (l hyp). Transverse, il porte une petite zone sagittale spinuleuse (zsp). Il est soutenu par un sclérite en arc, le sclérite hypopharyngien (scl hyp), qui semble bien homologue de celui ainsi déterminé par PERRAUDIN (1961) chez les Sciaridae. Le lobe postéro-ventral correspond au territoire labial. On suivra ici, mais avec réserves, l'interprétation de PERRAUDIN, selon laquelle ce lobe représente le prélabium chez les Sciaridae. En effet, il existe dans cette famille une zone postlabiale distincte, qui se trouve entre les deux cardo maxillaires. Comme ceux-ci sont contigus chez *A. luminosa*, il est possible que le postlabium ait disparu, ou au contraire qu'il soit fusionné avec le prélabium. Le lobe prélabial porte ventralement une paire de pores ou sensilles de grande taille, une paire plus petite et deux groupes de quatre minuscules (fig. 137 : p ss). Il est soutenu par un sclérite prélabial en forme de U (scl prlb). Le lobe dorsal relie les deux lobes ventraux à un sclérite dorsal. Il est moins nettement délimité que les deux autres. Le sclérite dorsal est en forme de H dont on aurait écarté les jambages inférieurs pour les amener en position subparallèle à la barre transversale (fig. 139 : c hyp). Cette dernière soutient le plancher du pharynx et correspond au sclérite en U de PERRAUDIN, au cadre hypopharyngien de LAŠTOVKA (1970) ; c'est ce dernier terme qui a été adopté. Le cadre hypopharyngien émet un processus dorsal (pr d) qui vient s'accrocher au sclérite hypopharyngien.

Source : MNHN, Paris

Macrocera fasciata (fig. 152-178)

Capsule céphalique pentagonale à angles arrondis (fig. 152-153).

Crâne. — *Foramen magnum* formant un dièdre à 90°, l'arête formée par le pont tentorial postérieur. Zone postérieure verticale, occupant la quasi-totalité de la partie postérieure de la tête mais débordant à peine dorsalement au niveau des incisures génales, peu développées (fig. 154). Zone ventrale horizontale, large, sa surface à peine moins étendue que celle de la zone postérieure (fig. 153).

Apotome clypéofrontal en forme de U, régulièrement et légèrement rétréci d'avant en arrière (fig. 154 : ap clfr). Sillon épicranial distinct en avant (fig. 155 : si ep). Aire coronale courte et étroite (fig. 154 : ai cor). Suture clypéolabrale large et nette, sauf latéralement (fig. 155 : sut clyplbr). Aire clypéale (fig. 154 : ai clyp) bien séparée de l'aire frontale par sa sclérification plus prononcée ; étroite, portant une paire de longues soies sensorielles. Aire frontale (ai fr) avec une paire de pores clypéaux (p clyp) à la limite clypéolabrale, et quatre paires de pores frontaux, dont une médiane et trois marginales (fig. 152 : p fr).

Génes (fig. 152 : g) assez fortement convexes, largement séparées ventralement, sauf au niveau des cardo maxillaires. Incisures postérieures peu profondes (fig. 152, 154 : inc post). Caréne postoccipitale peu développée, étroite (fig. 152-154 : car postoc). En arrière du renforcement du cadre oral, une paire de soies et cinq paires de pores sensoriels (fig. 153 : ss g v). Deux paires de pores dorsaux de part et d'autre de l'aire coronale (fig. 152 : ss g d). Aire paraclypéale portant une paire de soies sensorielles (fig. 155) ; angle externe plus fortement sclérifié mais n'entrant pas directement en rapport avec le phragme antennaire ou l'épicondyle mandibulaire (fig. 166).

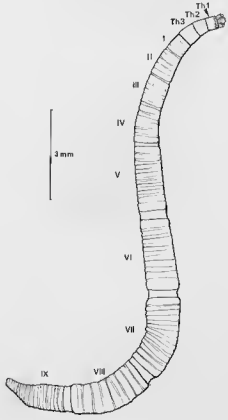


FIG. 151. — *Macrocera fasciata*, vue d'ensemble d'une larve fixée, face dorsale.
Th 1, 2, 3 : segments thoraciques I, II, III ; *I ... IX* : segments abdominaux I ... IX.

Antennes et stemmates. — Antennes de très grande taille, en disque plat, saillant à angle aigu en avant, au-dessus du socle antennaire (fig. 152-154, 169) ; socle peu surélevé, dominant à peine les génes. Un phragme dorsal saillant à l'intérieur de la capsule céphalique, prolongé en avant par un court processus épicondylien (fig. 166 : phr ant, pr epcond). Pas de vrai phragme ventral, mais son emplacement plus fortement sclérifié. Aires sensorielles très réduites : une petite zone ventrale, ovale, contenant deux sensilles (fig. 171) et une seule sensille antérodorsale (fig. 170). Une paire de stemmates réduits, à l'angle formé par la jonction du socle antennaire et du renforcement du cadre oral, sans socle ni phragme distinct (fig. 152-154, 166 : st).

Tentorium (fig. 153, 165, 178). — Il est formé d'une paire de bras tentoriaux trés fins et d'un pont tentorial postérieur. Les prétentorina sont situés à la limite entre le socle antennaire et l'aire paraclypéale (fig. 169). Les bras tentoriaux (fig. 165 : BT), filiformes, s'enfoncent à travers le socle antennaire sans perforer le phragme, et traversent obliquement la capsule céphalique pour s'insérer sur le pont tentorial de part et d'autre de la ligne médiane (fig. 165, 178). Le pont tentorial postérieur lui-même, non sclérifié, est long et étroit (fig. 153, 165, 178 : p tent). Les métatentorina (fig. 153 : MT) se situent à sa jonction avec la carène postoccipitale ; elles ne sont reconnaissables en tant que telles qu'en microscopie à balayage.

Source : MNHN, Paris

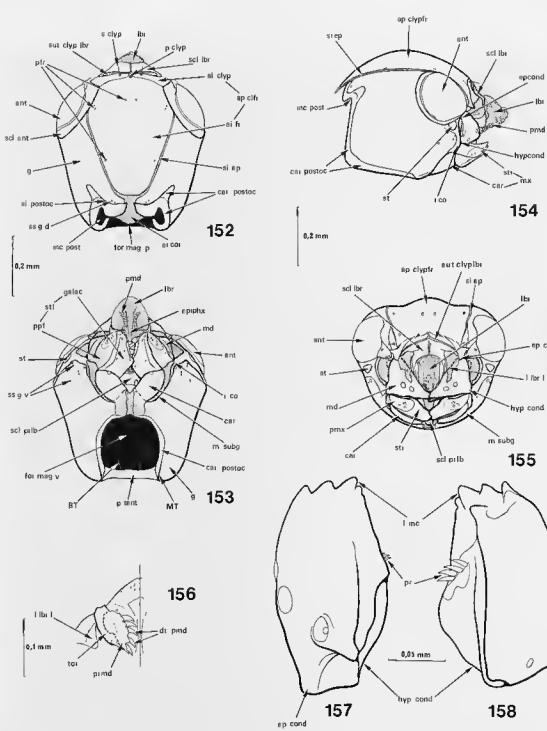
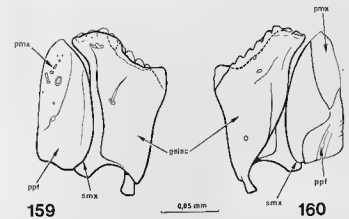
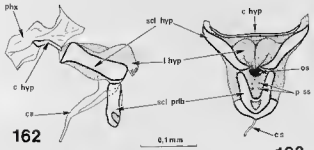


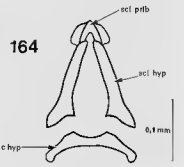
FIG. 152-158. — *Macrocera fasciata*, larve, tête : 152, vue dorsale ; 153, vue ventrale ; 154, vue latérale ; 155, vue frontale ; 156, labre, vue ventrale ; 157, mandibule, vue ventrale ; 158, d°, vue dorsale.

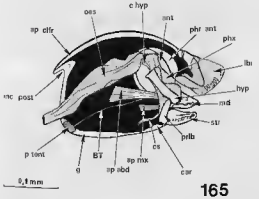
ai clyp : aire clypéale ; *ai cor* : aire coronale ; *ai fr* : aire frontale ; *ant* : antenne ; *ap clfr, clypfr* : apotome clypéofrontal ; *BT* : bras tentorial ; *car* : cardo ; *car postoc* : carène postoccipitale ; *dt pmd* : dents prémandibulaires ; *ep cond* : épicondyle ; *epiphx* : épipharynx ; *for mag p* : partie postérieure du foramen magnum ; *for mag v* : partie ventrale du foramen magnum ; *g* : gène ; *galac* : galéolacinia ; *hyp cond* : hypocondyle ; *inc post* : incision postérieure ; *lbr* : labre ; *l lbr l* : lobe labral latéral ; *l inc* : lobe inciseur ; *md* : mandibule ; *m subg* : marge subgénale ; *MT* : métatentorina ; *mx* : maxille ; *p clyp* : pores clypéaux ; *p fr* : pores frontaux ; *pmd* : prémandibule ; *pmx* : palpes maxillaire ; *ppf* : palpifère ; *pr* : prostheca ; *prmd* : prémandibule ; *p tent* : pont tentorial ; *rco* : renforcement du cadre oral ; *scl ant* : sclérite antennaire ; *scl lbr* : sclérite labral ; *scl prlb* : sclérite prélabial ; *s clyp* : soie clypéale ; *si ep* : sillon épicranien ; *si postoc* : sillon postoccipital ; *ss g d* : sensilles génales dorsales ; *ss g v* : sensilles génales ventrales ; *st* : stemmate ; *sti* : stipes ; *sut clyp lbr* : suture clypéolabrale ; *tor* : torma.

Source : MNHN, Paris









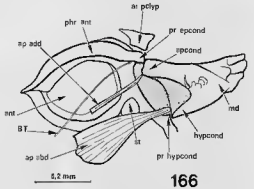


FIG. 159-166. — *Macrocera fasciata*, larve, tête : 159, maxille, stipes, vue ventrale ; 160, d°, vue dorsale ; 161, d°, cardo, vue ventrale ; 162, complexe labium-hypopharynx, vue latérale ; 163, d°, vue ventrale ; 164, d°, sclérites, vue paradorsale ; 165, capsule céphalique, moitié gauche, vue interne ; 166, zone articulaire de la mandibule, vue interne.

ai pclyp : aire paraclypéale ; *ant* : antenne ; *ap abd* : apodème abducteur de la mandibule ; *ap add* : apodème adducteur de la mandibule ; *ap clfr* : apotome clypéofrontal ; *ap mx* : apodème de la maxille ; *BT* : bras tentorial ; *c hyp* : cadre hypopharyngien ; *cs* : canal salivaire ; *epcond* : épicondyle ; *g* : gène ; *galac* : galéolacinia ; *hyp* : hypopharynx ; *inc post* : incision postérieure ; *lbr* : labre ; *md* : mandibule ; *œs* : œsophage ; *os* : orifice salivaire ; *phr ant* : phragme antennaire ; *phx* : pharynx ; *pmx* : palpe maxillaire ; *ppf* : palpifère ; *pr epcond* : processus épicondylien ; *pr hypcond* : processus hypocondylien ; *prlb* : prélabium ; *p ss* : pores sensoriels ; *p tent* : pont tentorial ; *scl hyp* : sclérites hypopharyngiens ; *scl prlb* : sclérite prélabial ; *smx* : suture maxillaire ; *st* : stemmate ; *sti* : stipes.

Source : MNHN, Paris

Pièces buccales. — *Labre* (fig. 152-156, 167-168, 172-174 : lbr) en continuité avec l'aire clypéale, dont il est séparé par une suture clypéolabrale large, sauf latéralement, où elle est effacée (fig. 152 : sut clyp lbr). Sclérite labral (scl lbr) en large lame plate, en grande partie désclérifiée sur la ligne médiane. Les tormae s'en détachent latéralement, plus faiblement sclérifiées (fig. 156 : tor). À leur extrémité s'insèrent les prémandibules (prmd), portant un éventail de cinq dents larges et courtes (dt pmd). Le lobe labral est transparent ; il porte une paire de longues soies latérales dorsales (fig. 172), une paire de grosses sensilles apicodorsales (L7 de Laštovka ; fig. 173) et ventralement quatre paires de sensilles apicales et une paire de sensilles latérales. Sillon sagittal peu marqué, à structure alvéolaire (fig. 174). Zone ventrale externe avec quelques petites dents (fig. 172). Il existe une paire de lobes latéraux bien développés (fig. 156 : l lbr l).

Mandibules (fig. 157-158) transverses au repos, presque entièrement dissimulées par les maxilles ventralement. Articulations en position verticale (fig. 166). Épicondyle articulé au processus épicondylien du phragme antennaire (ep cond, pr epcond). Hypocondyle (hypcond) court, articulé avec un petit processus émanant du renforcement antérieur des gènes, bien au-dessous du stemmate. Apodèmes adducteur et abducteur de la mandibule peu sclérifiés, l'adducteur (ap add) en baguette mince, l'abducteur (ap abd) en large lame oblique. Mandibule en forme de pyramide à trois faces. Face ventrale portant trois aires hyalines, dont l'une à la base de l'hypocondyle (fig. 157, 175). Face dorsale avec une dent subapicale mousse (fig. 158) ; prostheca située à la jonction des faces dorsale et interne, formée de quatre soies hyalines (fig. 157-158 : pr). Une aire sensorielle circulaire près de la base de la face dorsale. Lobe inciseur (l inc) formé de trois fortes dents mousses et d'une dent faible. Face interne de la mandibule largement membraneuse.

Maxilles (fig. 159-161) : cardo (fig. 161) très allongé ; étroit, sa partie postérieure peu sclérifiée, indistincte, la jonction entre les deux cardo peu nette (fig. 153). Une soie sensorielle mince à l'angle antérieur, une épaisse au milieu du bord antérieur, un pore à la limite de la zone désclérifiée. Stipes nettement divisé en un palpifère et une galéolacinia, séparés par une profonde suture maxillaire. Palpifère bien sclérifié en dedans.

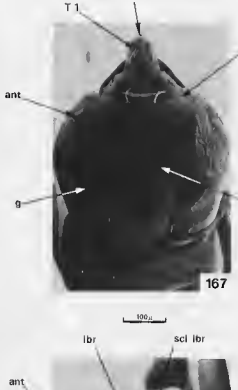


Fig. 167-168. — *Macrocera fasciata*, larve, tête : 167, vue dorsale ; 168, vue frontale.
ai clyp : aire clypéale ; *ai fr* : aire frontale ; *ant* : antenne ; *g* : gène ; *lbr* : labre ; *md* : mandibule ; *pmx* : palpe maxillaire ; *ss g v* : sensilles génales ventrales ; *st* : stemmates ; *T 1* : sensille T 1. MEB, photos J. Boudinot.

Palpe portant sept petites sensilles, dont une allongée, une soie en massue et un anneau de grande taille ; un cercle dépigmenté à la base de la zone sensorielle (fig. 159, 177). Galéolacinia portant huit dents apicales subégales, sauf l'interne, nettement plus petite que les autres. Trois pores dorsaux. Ventralement, un large pore d'où

Source : MNHN, Paris

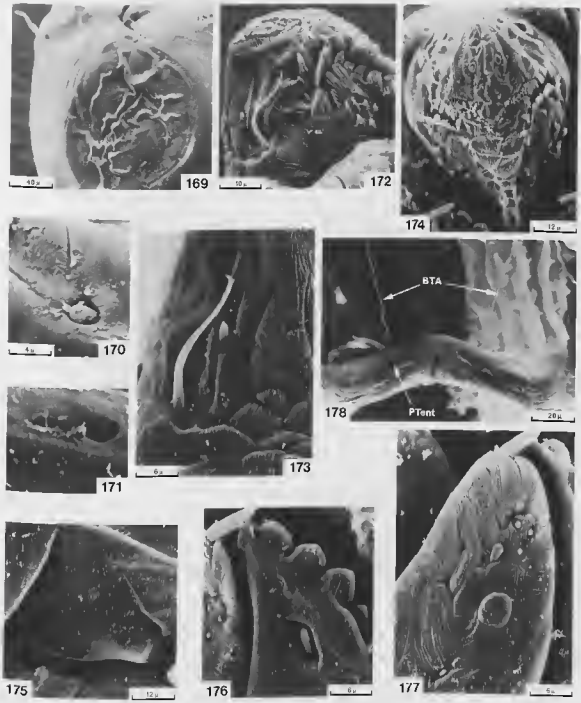


FIG 169-178. — *Macrocera fasciata*, larve, tête : 169, antenne ; 170, d°, sensille dorsale ; 171, d°, sensilles ventrales ; 172, labre, vue latérale ; 173, d°, soie sensorielle T 1 et sensille L 7 ; 174, labre, vue frontale ; 175, base mandibulaire, vue ventrale ; 176, apex de la maxille, vue ventrale ; 177, palpe maxillaire, vue ventrale ; 178, pont tentorial postérieur (P Tent) et bras tentoriaux antérieurs (BTA).

Numérotation des soies sensorielles d'après Laštovka (1970). MEB, photos J. Boudinot.

Source : MNHN, Paris

émerge une sensille en massue, et un micropore annexe (fig. 176) ; une longue soie presque au milieu de la galéolacinia.

Labium-hypopharynx (fig. 162-164) ; lobe hypopharyngien (l hyp) fortement saillant, profondément divisé en deux par un sillon sagittal, l'apex finement denté (fig. 163). Sclérite hypopharyngien (scl hyp) divisé en deux branches étroitement séparées sur la ligne médiane. Branches subrectilignes sauf à l'extrémité postérieure, où chacune d'entre elles émet une petite expansion interne triangulaire (fig. 164). Lobe prélabial peu développé, peu saillant, portant deux paires de petites sensilles (fig. 163). Sclérite prélabial (scl prlb) complexe : en forme de U à l'extrémité inférieure épaissie et portant une fenêtre membraneuse, ainsi que des expansions triangulaires, arrondies, de chaque côté et au milieu. Lobe dorsal (fig. 162) très peu développé, réduit aux aires membraneuses reliant les sclérites. Cadre hypopharyngien faiblement sclérifié, étroit et transverse. Le salivarium ainsi formé par les lobes du labium-hypopharynx est donc réduit. Par contre (et sans doute par compensation), le canal salivaire est très nettement élargi et renforcé, formant une sorte d'ampoule à l'intérieur de ce complexe.

FIG. 179. — *Keroplatus tipuloides*, vue d'ensemble d'une larve fraîchement fixée, face dorsale.

Keroplatus tipuloides (fig. 180-208)

Capsule céphalique quadrangulaire, à peine plus longue que large, très petite par rapport à la largeur du corps (*cf.* fig. 179).

Crâne. — *Foramen magnum* formant un dièdre à 90°, l'arête formée par le pont tentorial postérieur. Zone postérieure verticale, occupant toute la partie postérieure de la capsule céphalique, débordant dorsalement au niveau d'incisures génales étroites et profondes. Zone ventrale horizontale, quadrangulaire, plus large que longue, sa surface bien plus petite que celle de la zone postérieure (fig. 181).

Apotome clypéofrontal (fig. 180, 182-183, 198) largement désclérifié en arrière ; partie sclérifiée octogonale à angles arrondis, sa plus grande longueur atteignant à peine les deux tiers de la longueur totale de la capsule céphalique (fig. 180). Sillon épicranial visible en avant. Suture clypéolabrale pratiquement invisible dorsalement, sauf au milieu, sur une très courte distance ; plus distincte en vue frontale en raison de la différence de sclérification (fig. 183). Une suture clypéofrontale très distincte (fig. 180, 198 : sut clypfr), sauf latéralement, partage l'apotome en une aire clypéale (ai clyp) et une aire frontale (ai fr), la clypéale presque aussi grande que la frontale. La suture, fortement concave en avant, se prolonge en arrière par un sillon sagittal mousse et profond (fig. 180, 198 : si sag). Une paire de pores clypéaux antérieurs de part et d'autre de la ligne médiane et, de chaque côté de ces pores et en dehors d'eux, une fine soie sensorielle. Une paire de soies sensorielles externes juste en arrière de la suture clypéofrontale. Une

Source : MNHN, Paris

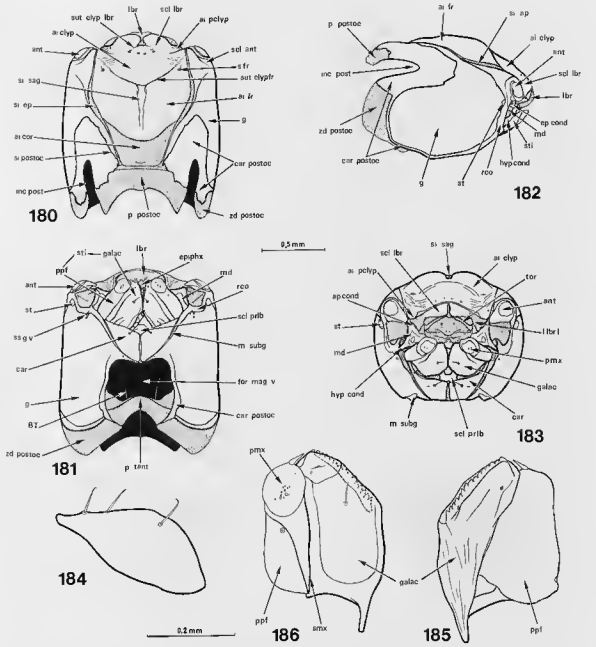
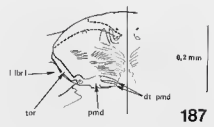


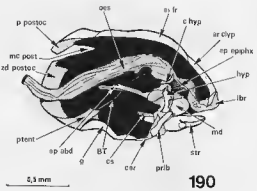
FIG. 180-186. — *Keroplatus tipuloides*, larve, tête : 180, vue dorsale ; 181, vue ventrale ; 182, vue latérale ; 183, vue frontale ; 184, maxille, cardo, vue ventrale ; 185, d°, stipes, vue dorsale ; 186, d°, vue ventrale.

ai clyp : aire clypéale ; *ai cor* : aire coronale ; *ai fr* : aire frontale ; *ai pclyp* : aire paraclypéale ; *ant* : antenne ; *BT* : bras tentorial ; *car* : cardo ; *car postoc* : carène postoccipitale ; *ep cond* : épicondyle ; *epiphx* : épipharynx ; *for mag p* : partie postérieure du foramen magnum ; *for mag v* : partie ventrale du foramen magnum ; *g* : gène ; *galac* : galéolacinia ; *hyp cond* : hypocondyle ; *inc post* : incision postérieure ; *lbr* : labre ; *l lbr l* : lobe labral latéral ; *md* : mandibule ; *m subg* : marge subgénale ; *pmx* : palpe maxillaire ; *ppf* : palpifère ; *p postoc* : pont postoccipital ; *p tent* : pont tentorial ; *rco* : renforcement du cadre oral ; *scl ant* : sclérite antennaire ; *scl lbr* : sclérite labral ; *scl prlb* : sclérite prélabial ; *s fr* : sensille frontale ; *si ep* : sillon épicranien : *si postoc* : sillon postoccipital ; *si sag* : sillon sagittal ; *smx* : suture maxillaire ; *ss g v* : sensilles génales ventrales ; *st* : stemmate ; *sti* : stipes ; *sut clypfr* : suture clypéofrontale ; *sut clyp lbr* : suture clypéolabrale ; *tor* : torma ; *zd postoc* : zone désclérifiée postoccipitale.

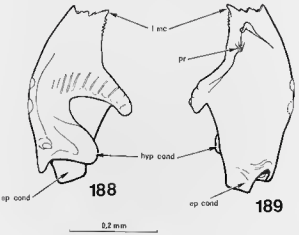
Source : MNHN, Paris



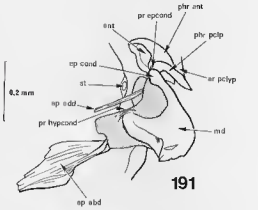
187



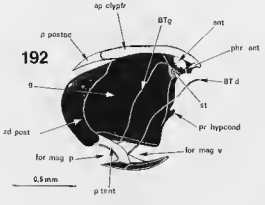
190



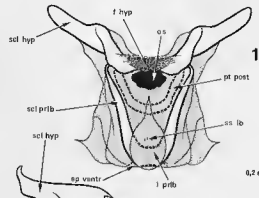
188 189



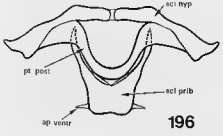
191



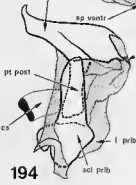
192



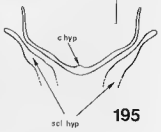
193



196



194



195

Source : MNHN, Paris

soie sensorielle de part et d'autre, dans l'angle antennaire (fig. 183). En arrière de la partie sclérifiée, une large zone cuticulaire entièrement transparente, visible seulement après coloration, forme une aire coronale de grande surface (fig. 180 : ai cor), distincte en arrière de l'aire désclérifiée génale correspondante. Ces deux aires désclérifiées sont signalées ici pour la première fois : elles ne peuvent s'observer qu'après enlèvement de la membrane collaire et du premier segment thoracique, puis coloration, comme il a été expliqué dans notre paragraphe « matériel et méthodes ». Par ailleurs, lors de la mue, ces zones désclérifiées se détachent de la capsule céphalique et adhèrent au tégument collaire, dont on ne peut les distinguer. Elles ont donc échappé jusqu'ici à tous les observateurs ; leur découverte a été fortuite, alors que je cherchais à élucider la structure du tentorium.

Gènes (fig. 180-182 : g) fortement convexes, presque semi-cylindriques, largement séparées ventralement sauf au niveau des cardo maxillaires (fig. 181). Incisures postérieures (inc post) étroites, mais profondes. Carènes postoccipitales (car postoc) très développées, larges et très fortement sclérifiées. Les carènes sont prolongées en arrière par une large zone de cuticule transparente, située sous la membrane collaire. Dorsalement, cette zone forme un pont dorsal postérieur à l'aire coronale et relie les gènes l'une à l'autre. Ce pont sera appelé ici pont postoccipital en raison de sa position (fig. 180 : p postoc). De l'autre côté de l'incisure génale commence, de part et d'autre, la zone désclérifiée génale proprement dite (zd postoc), qui se prolonge jusqu'au pont tentorial, dont elle est séparée par un mince bourrelet peu distinct. Les gènes ne portent que deux paires de soies sensorielles fines, ventrales (fig. 181 : ss g v), à proximité de l'épicondyle. L'aire paraclypéale (fig. 183, 191 : ai pclyp), peu distincte du reste, est marquée cependant par une soie sensorielle.

Antennes et stemmates (fig. 180-183, 200). — *Antennes* très réduites, en ellipse plate, saillant en avant au-dessus du socle antennaire et de l'épicondyle, en position pratiquement antérieure au lieu de latérale. Périmètre à peine encoché en trois points pour trois groupes de petites sensilles (fig. 200 : ss ant, d, lat). Un phragme dorsal saillant à l'intérieur de la capsule céphalique, un phragme ventral réduit, ne s'étendant que sur la moitié du bord ventral du socle antennaire (fig. 183, 191).

Une paire de très petits *stemmates* presque invisibles, non soulignés par un socle plus sclérifié, situés à la jonction du cadre oral et du socle antennaire (fig. 183, 191).

Tentorium. — Bras tentoriaux antérieurs fins, en position plus verticale que chez *Macrocera* (fig. 192), traversant la capsule céphalique en arrière et en-dessous du socle antennaire. Un pont tentorial postérieur (fig. 158, 161, 208 : p tent) entièrement transparent, mais large, en arche, relié en avant aux carènes postoccipitales ventrales par deux expansions aliformes ; en arrière, en continuité avec la zone désclérifiée postoccipitale. Métatentorina distincts, en fente allongée.

Pièces buccales. — *Labre* (fig. 187) en continuité avec l'aire clypéale, dont il est séparé par une suture clypéolabrale distincte au milieu seulement. Sclérite labral (scl lbr) en large lame plate, désclérifiée sur la ligne médiane. Tormae en arceau, très fortement sclérifiées (fig. 187 : tor). Prémandibules (pmd) courtes, bien sclérifiées. Dents prémandibulaires (dt pmd) réduites à

FIG. 187-196. — *Keroplatus tipuloides*, larve, tête : 187, labre, vue frontale ; 188, mandibule, vue ventrale ; 189, d°, vue dorsale ; 190, capsule céphalique, moitié gauche, vue interne ; 191, zone articulaire de la mandibule, vue interne ; 192, rapports du tentorium ; 193, complexe labium-hypopharynx, vue ventrale ; 194, d°, vue latérale ; 195, articulation du cadre et du sclérite hypopharyngiens, vue caudale ; 196, sclérites du labium-hypopharynx, vue caudale.
ai clyp : aire clypéale ; *ai cor* : aire coronale ; *ai fr* : aire frontale ; *ai pclyp* : aire paraclypéale ; *ant* : antenne ; *ap abd* : apodème abducteur de la mandibule ; *ap add* : apodème adducteur de la mandibule ; *ap clypfr* : apotome clypéofrontal ; *ap ventr* : apophyse ventrale du sclérite prélabial ; *BT* : bras tentorial ; *BTd* : bras tentorial droit ; *BTg* : bras tentorial gauche ; *car* : cardo ; *c hyp* : carène hypopharyngien ; *cs* : canal salivaire ; *dt pmd* : dents prémandibulaires ; *ep cond* : épicondyle ; *ep epliphx* : épines épipharyngiennes ; *for mag p* : parties postérieure du foramen magnum ; *for mag v* : partie ventrale du foramen magnum ; *g* : gène ; *hyp* : hypopharynx ; *inc post* : incision postérieure ; *lbr* : labre ; *l hyp* : lobe hypopharyngien ; *l inc* : lobe inciseur ; *l lbr l* : lobe labral latéral ; *l prlb* : lobe prélabial ; *md* : mandibule ; *œ* : œsophage ; *os* : orifice salivaire ; *phr ant* : phragme antennaire ; *phr pclyp* : phragme paraclypéal ; *pmd* : prémandibule ; *p post* : pont postérieur du labium-hypopharynx ; *p postoc* : pont postoccipital ; *pr* : prostheca ; *pr epcond* : processus épicondylien ; *pr hypcond* : processus hypocondylien ; *prlb* : prélabium ; *p tent* : pont tentorial ; *scl hyp* : sclérite hypopharyngien ; *scl prlb* : sclérite prélabial ; *ss lb* : sensilles labiales ; *st* : stemmale ; *stl* : stipes ; *tor* : torma ; *zd postoc* : zone désclérifiée postoccipitale.

Source : MNHN, Paris

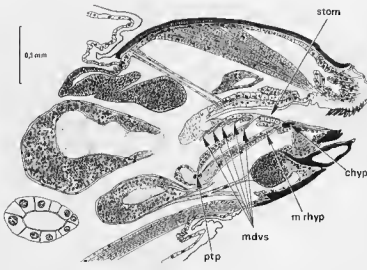


FIG. 197. — *Keroplatus reaumurii*, coupe parasagittale de la capsule céphalique, montrant les rapports du pont tentorial postérieur.
chyp : cadre hypopharyngien ; *mdvs* : muscles dilatateurs ventraux du stomodeum ; *mrhyp* : muscle rétracteur de l'hypopharynx ; *ptp* : pont tentorial postérieur ; *stom* : stomodeum.

deux, fortes mais peu colorées. Lobe labral transparent, hérissé de fines digitations. Une paire de petites sensilles subdorsales et une paire de sensilles latérales apicales. Une paire de grosses sensilles apicales (L7 de LAŠTOVKA), de part et d'autre de la ligne médiane, formant un disque partiellement fendu et portant dans sa moitié externe une sensille ronde (fig. 203). Sillon sagittal peu marqué. Une paire de lobes latéraux (fig. 183, 187 : l lbr l) plus courts que chez *Macrocera*.

Mandibules (fig. 188-189) transverses au repos, seule leur base visible en dehors des maxilles. Plan de l'articulation mandibulaire légèrement oblique de haut en bas et d'avant en arrière (fig. 191). Processus hypocondylien (pr hypcond) court et obtus, articulé avec un processus triangulaire bien sclérifié émanant du renforcement antérieur des gènes bien au-dessous du stemmate. Apodèmes abducteur (ap abd) et adducteur (ap add) de la mandibule peu sclérifiés, l'adducteur en baguette mince, l'abducteur laminiforme, en éventail oblique. Mandibule en pyramide à trois faces. Face ventrale (fig. 188) profondément échancrée, l'échancrure délimitant en avant une zone largement mais peu profondément crénelée. Le long du bord externe de la face ventrale, trois aires hyalines circulaires, déprimées, les deux antérieures débordant sur la face externe (fig. 204 : dep ss). Face dorsale avec une forte dent subapicale mousse (fig. 189). Prostheca (pr) réduite à quatre petites soies transparentes situées un peu en arrière de la dent subapicale. Pas d'aire sensorielle basale. Lobe inciseur (fig. 188-189 : l inc) formé de deux fortes dents et de deux faibles secondairement divisées, et d'une petite zone serrulée interne.

Maxilles (fig. 184-186, 205-207) : cardo transverse, bien sclérifié partout, le gauche et le droit séparés l'un de l'autre sur la ligne médiane (fig. 181). Trois fines soies sensorielles le long du bord antérieur, l'une proche de la ligne médiane, les deux autres proches du bord externe (fig. 184). Stipes nettement divisé en palpifère et galéolacinia par une profonde suture maxillaire. Palpifère en grande partie membraneux, la zone sclérifiée étant limitée à un triangle allongé à pointe postérieure, le long de la suture maxillaire et ventralement. Palpe portant huit sensilles dont une en baguette et une ovale, de grande taille, quatre petites en tubercule et une très petite en dépression circulaire ; s'y ajoutent deux microdépressions (fig. 205). Un cercle dépigmenté au-dessous du palpe. À l'apex, une épine transparente assez longue (fig. 185-186). Galéolacinia portant une quinzaine de dents apicales internes subégales. Deux sensilles dorsales. Ventralement, une longue soie située à peu près au-dessous du milieu de la zone dentée, et deux pores subapicaux inégaux d'où émergent deux sensilles en

Source : MNHN, Paris

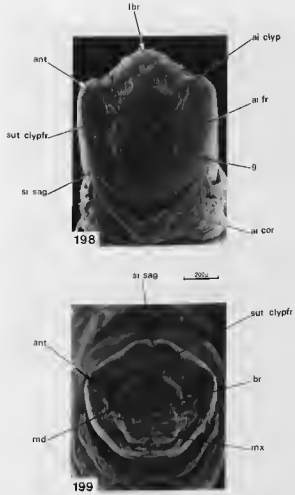


FIG. 198-199. — *Keroplatus tipuloides*, larve, tête : 198, vue dorsale ; 199, vue frontale.
ai clyp : aire paraclypéale ; *ai cor* : aire coronale ; *ant* : antenne ; *g* : gene ; *lbr* : labre ; *md* : mandibule ; *mx* : maxille ; *si sag* : sillon sagittal ; *sut clypfr* : suture clypéofrontale.
MEB, photos J. Boudinot.

massue (fig. 184, 205 : ss ap). Apophyse maxillaire très courte. Ensemble de la maxille largement membraneux dorsalement, la seule zone sclérifiée étant celle qui porte les dents (fig. 185).

Labium-hypopharynx (fig. 193-196). — Lobe hypopharyngien (l hyp) saillant, portant en avant de nombreuses rangées de denticules. Sillon médian peu prononcé. Sclérite hypopharyngien (scl hyp) divisé en un pont antérodorsal et un pont postéroventral. Pont antérodorsal large en arrière, puis plus fin, divisé en deux sur la ligne médiane par une ligne déscléritiée ; l'ensemble subrectiligne sauf en arrière, où les deux branches se relèvent dorsalement. Pont postéroventral se détachant de la partie postérieure élargie du pont antérieur, formant un large arceau soutenant ventralement un salivarium à peine élargi. Canal salivaire non dilaté, mais son diamètre relativement grand. Lobe prélabial (l prlb) bien développé, formant un lobe secondaire ventral saillant entre les bases maxillaires (fig. 193-194), et qui porte quatre sensilles circulaires (fig. 208). Sclérite prélabial (scl prlb) en forme de U beaucoup plus épais à la base, faisant saillie en arrière et prolongé latéralement par deux petites apophyses ventrales triangulaires qui assurent, par l'intermédiaire d'une membrane, l'articulation avec les cardo maxillaires. Lobe dorsal peu développé, réduit aux aires membraneuses reliant les sclérites. Cadre hypopharyngien (c hyp) formant un mince arceau soutenant un plancher cibarial hérissé de soies fines, comme le plafond du même cibarium.

Discussion

La comparaison des descriptions qui précèdent montre un très grand nombre de différences entre les têtes larvaires d'*Arachnocampa*, de *Macrocera* et de *Keroplatus*. Nous sommes cependant limités dans la valeur systématique à leur accorder en raison du fait que la plupart des formes larvaires des Keroplatidae nous sont inconnues : nous ignorons donc le degré de variabilité des structures d'un genre à l'autre. Pour beaucoup d'entre elles, le cas peut être le même que celui de la suture clypéofrontale de *Keroplatus tipuloides*, fortement reportée en arrière et accompagnée d'un sillon sagittal. On pourrait considérer la position de cette suture comme un excellent caractère diagnostique des Keroplatinae, si nous ne savions qu'elle est réduite à une trace chez d'autres *Keroplatus* (fig. 724, 729) et absente dans les genres voisins. En fait, dans l'état où il se présente, ce caractère, partagé avec *K. carbonarius*, est unique chez les Mycetophiloidea, et l'on peut se demander si l'on n'est pas ici en présence d'une fragmentation secondaire de l'apotome clypéofrontal, en voie de réalisation chez les autres *Keroplatus* connus, achevée chez *K. tipuloides* et *carbonarius* (voir p. 476).

Par ailleurs, nombre de caractères différentiels entre les trois espèces étudiées sont de nature clinale. Ainsi en est-il du foramen magnum ven-

Source : MNHN, Paris

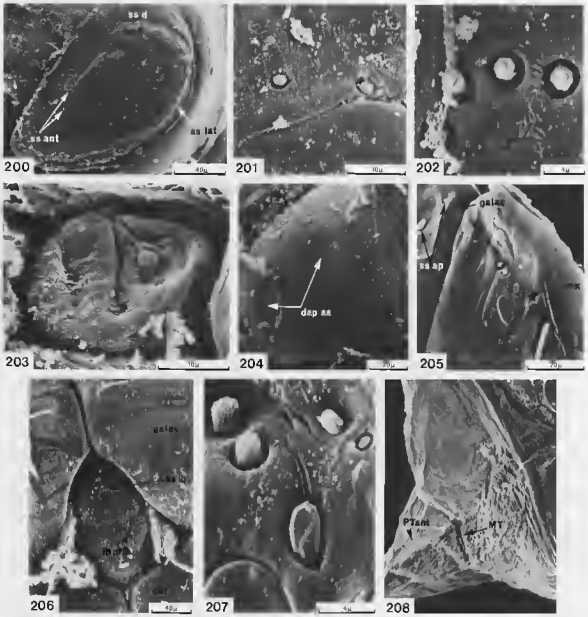


FIG. 200-208. — *Keroplatus tipuloides*, larve, tête : 200, antenne, vue latérale ; 201 : d°, sensilles antérieures ; 202, sensilles labiales ; 203, sensille labrale L 7 (numérotation de Laštovka, 1970) ; 204, mandibule, face externe ; 205, apex du stipes maxillaire, vue ventrale ; 206, base maxillaire et prélabium, vue ventrale ; 207, sensilles du palpe maxillaire ; 208, base du pont tentorial postérieur et métatentorina.

car : cardo ; *dep ss* : dépressions sensorielles ; *galac* : galéolacinia ; *lb prlb* : lobe prélabial ; *MT* : métatentorina ; *pmx* : palpe maxillaire ; *P Tent* : pont tentorial postérieur ; *ss ant* : sensilles antennaires antérieures ; *ss ap* : sensilles apicales de la galéolacinia ; *ss d* : sensille antennaire dorsale ; *ss lat* : sensille antennaire latérale ; *ss lb* : sensilles prélabiales.

MEB, photos J. Boudinot.

Source : MNHN, Paris

tral, rectangulaire allongé chez *Arachnocampa*, aussi large que long chez *Macrocera* et rectangulaire transverse chez *Keroplatus*. Citons aussi le rétrécissement postérieur de l'apotome clypéofrontal, l'éventail de dents prémandibulaires, le sillon labral médian, le développement de la prostheca, la sclérification du palpifère et l'étendue de son aire sensorielle, la taille de l'aire coronale, etc.

Les états de caractères énumérés ci-dessous comme distinctifs des trois sous-familles devront donc être envisagés en fonction de notre ignorance sur les premiers états de la plupart des Keroplatidae. Les diagnoses sont par conséquent prédictives et s'affineront au fur et à mesure des découvertes.

Arachnocampa se distingue par la robustesse (toute relative) des bras tentoriaux antérieurs, la présence de deux paires de stemmates, l'allongement et le rétrécissement postantennaire de la capsule céphalique, l'absence de lobes labraux latéraux, la présence d'un phragme antennaire ventral et d'un phragme ocellaire et la fusion du cadre hypopharyngien au sclérite hypopharyngien. Ces caractères définissent des Arachnocampinae par rapport aux autres sous-familles.

Macrocera est caractérisé par ses incisures génales fort réduites, la forme pentagonale de la tête, la grande taille des antennes, l'absence de phragme paraclypéal et l'étirement du cardo maxillaire dans le sens de la longueur.

Keroplatus possède des caractères bien marqués, et notamment la présence d'une zone postoccipitale désclérifiée qui entoure en grande partie le foramen magnum. Cependant, cette zone n'existe pas chez les larves connues du groupe *Orfelia* et ne peut donc être diagnostique de l'ensemble de la sous-famille ; elle existe, mais moins développée, chez *Tergostylus* et *Heteropterna*, mais pas chez *Cerotelion*. On notera aussi la grande aire coronale, la profonde incision génale postérieure et l'effacement presque total de la suture clypéolabrale.

Seront sans doute caractéristiques des Keroplatinae la forme quadrangulaire de la tête, l'articulation mandibulaire reportée vers l'intérieur, le processus épicondylien étant nettement en retrait de l'épicondyle ; l'absence de phragme antennaire ventral et le cardo maxillaire triangulaire.

Par ailleurs, j'estime ici définitivement prouvée la nature tentoriale du pont ventral postérieur des Mycetophiloidea, auquel s'ajoute une paire de bras tentoriaux antérieurs jusqu'ici inconnus, mais que j'ai pu retrouver chez les Ditomyiidae, les Bolitophilidae, les Mycetophilidae et les Sciaridae. L'emploi du microscope électronique à balayage a permis de découvrir les prétentorina, et donc la structure invaginée des bras antérieurs. Une fois les prétentorina (et les métatentorina) repérés par ce moyen, j'ai pu les retrouver aussi sur coupes histologiques, effectuées sur *K. reaumurii*. Dès 1967, j'avais signalé chez *Mycetophila fungorum* que le pont ventral postérieur recevait les insertions des muscles dilatateurs ventraux du stomodeum et celle du rétracteur de l'hypopharynx ; ces mêmes muscles sont visibles également chez *Keroplatus reaumurii*, dans les mêmes positions (fig. 197 : mdvs, mrhyp). Les bras tentoriaux antérieurs, par contre, ne portent aucune insertion musculaire. Leur finesse ne permet pas de leur attribuer un rôle significatif dans la consolidation de la capsule céphalique et ils ne représentent que des vestiges non fonctionnels.

THORAX

La littérature, générale ou spécialisée, manque presque totalement de données sur le thorax larvaire des Mycetophiloidea. En ce qui les concerne, trois structures particulières ont été mentionnées : les stigmates prothoraciques, les spinules locomotrices et les groupes de soies sensorielles placés au niveau des disques imaginaux des pattes.

Les larves de Keroplatidae ont été longtemps considérées comme apneustiques. Cependant Dufour mentionnait dès 1839 (1839a) qu'il avait pu suivre le trajet des trachées jusqu'au tégument, sans toutefois trouver trace de stigmates thoraciques ou abdominaux. Hickman (1965), en décrivant *Planarivora insignis*, signale la présence de stigmates prothoraciques chez les deux stades. Plachter (1979b) cite dans sa diagnose des « Platyurinae » (Keroplatinae + Arachnocampinae du présent travail) des stigmates thoraciques bien développés et des stigmates abdominaux réduits, alors que les *Macrocera* ont des stigmates thoraciques et

Source : MNHN, Paris

abdominaux très petits, non sclérotinisés et probablement non fonctionnels. PLACHTER appuie ces observations en publiant des photographies du stigmate prothoracique et du premier stigmate abdominal de *Keroplatus testaceus*, prises au microscope à balayage.

HICKMAN signale et illustre également les crochets spiniformes très particuliers du prothorax de la larve I de *Planarivora* ainsi que les spinules locomotrices ventrales de la larve II. KRIVOSHEINA & MAMAEV (1967) font connaître pour la première fois l'existence de ces spinules chez les Mycetophiloidea, tandis que PLACHTER observe et figure les spinules locomotrices thoraciques d'*Arachnocampa luminosa, Platyura marginata, Macrocera vittata* et *Isoneuromyia semirufa*. Ce dernier souligne que la spinulation est plus différenciée chez ses « Platyurinae », où par ailleurs la zone spinuleuse prothoracique entoure complètement le segment. Chez les autres Mycetophiloidea, les spinules thoraciques et abdominales sont plus simples, ne se présentent que sous une seule forme, et n'entourent pas le prothorax. Pour cet auteur, les spinules et leur disposition sont en rapport avec le niveau d'évolution des toiles tissées par les larves.

Les groupes ventraux de soies sensorielles, situés à l'emplacement des disques imaginaux des pattes, ont été découverts par MADWAR (1937) chez *Brachypeza radiata* (Mycetophilidae), mais ne sont pas mentionnés dans sa description de *Cerotelion lineatum*, seule larve de Keroplatidae qu'il ait étudiée. PLACHTER cite ces groupes chez *Macrocera* et *Keroplatus*, et met aussi en évidence les sensilles latérales.

Arachnocampa luminosa (fig. 209, 212-214)

Les trois segments thoraciques lisses et translucides. Segment prothoracique un peu plus court et un peu plus étroit que les méso- et métathoracique (fig. 209), qui sont tous deux de même taille (en extension après incision complète).

Prothorax. — Une zone spinuleuse ventrale, antérieure, située à la limite de la membrane collaire et constituée de rangées d'épines simples, largement séparées les unes des autres (fig. 212). Stigmate prothoracique distinct, ainsi que la trachée qui y aboutit, orifice ouvert (fig. 209, 214). À la même hauteur que le stigmate, mais plus en avant, une paire de pores latéraux. De chaque côté, un groupe de petits pores ventraux, avec deux pores satellites plus grands.

Mésothorax et métathorax. — Zone spinuleuse antérieure un peu plus développée que la précédente, formée de nombreuses rangées serrées de spinules disposées en peignes, les antérieures courtes, les postérieures beaucoup plus

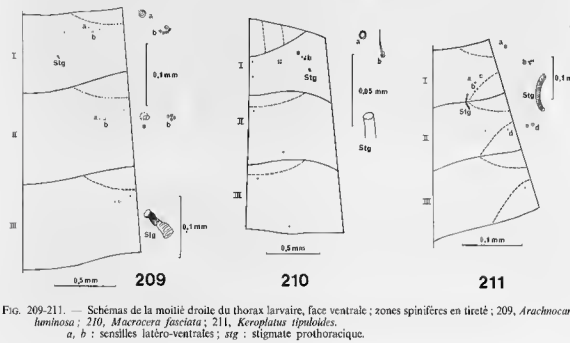


FIG. 209-211. — Schémas de la moitié droite du thorax larvaire, face ventrale ; zones spinifères en tireté ; 209, *Arachnocampa luminosa* ; 210, *Macrocera fasciata* ; 211, *Keroplatus tipuloides*.
a, b : sensilles latéro-ventrales ; *stg* : stigmate prothoracique.

Source : MNHN, Paris

longues (fig. 213). Un groupe de petits pores ventraux avec un pore satellite plus dorsal, de plus grande taille, comme la paire ventrale située en arrière de la zone spinuleuse de part et d'autre de la ligne médiane.

Macrocera fasciata (fig. 210, 215-222)

Les trois segments thoraciques lisses et translucides, de même longueur (fig. 210), le premier

FIG. 212-222. — Thorax larvaire : 212, *Arachnocampa luminosa*, spinules antérieures du segment I ; 213, d°, spinules ventrales du segment II ; 214, d°, stigmate prothoracique ; 215, *Macrocera fasciata*, partie postérieure de la tête et segment I ; 216, spinules du segment I et sillons longitudinaux ; 217, stigmate prothoracique ; 218, pore prothoracique ventral ; 219, zone spinuleuse du segment III ; 220, sensille prothoracique ventrale ; 221, groupe de sensilles latéro-ventrales et sensille annexe du segment I ; 222, pore ventral et groupe de sensilles latéro-ventrales du segment I.
MEB, photos J. Boudinot.

Source : MNHN, Paris

un peu plus étroit que les deux suivants (en extension après incision complète).

Prothorax. — Zone spinuleuse ventrale large, en bourrelet, traversée par quatre sillons longitudinaux (fig. 215-216). Spinules en peignes plus ou moins réguliers, les postérieures bien plus longues que les antérieures. Stigmate prothoracique distinct, ainsi que la trachée qui y aboutit, ouvert (fig. 217). Sur la face latérale, en avant du stigmate, une sensille et une soie. Face ventrale : une soie de part et d'autre de la ligne médiane, immédiatement en arrière du bourrelet spinuleux. Enfin, sur la partie postérieure de la face ventrale, une paire médiane de pores (fig. 218, 220-222).

Mésothorax et métathorax. — Une bande spinuleuse antérieure nettement plus étroite que la zone prothoracique (fig. 219), les peignes postérieurs également à spinules plus longues. Une paire de soies submédianes immédiatement en arrière de la zone spinuleuse, et une paire plus latérale vers le bord postérieur.

Keroplatus tipuloides* et *reaumurii
(fig. 211, 223-229)

Les trois segments thoraciques lisses, translucides, à taches sous-cutanées noires (*cf.* fig. 179). Segment I à peine plus court que les suivants, mais nettement plus étroit (en extension après incision complète).

Prothorax. — Une large zone spinuleuse antérieure formée de peignes spinuleux, les antérieurs petits et serrés, les postérieurs pas beaucoup plus longs que les antérieurs. Ensuite vient une zone médiane non ornementée, puis une zone à écailles soulevées (fig. 224-226). Stigmate prothoracique bien visible avec sa trachée, mais orifice fermé (fig. 223, 228). Une soie antérieure légèrement dorsale au stigmate, un groupe de petites sensilles subventrales avec deux sensilles satellites plus grosses.

Mésothorax et métathorax. — Ornementation semblable à celle du prothorax. Deux paires de sensilles submédianes dans la zone écailleuse (fig. 229), et une paire de soies sublatérales dans la zone lisse.

Discussion

Arachnocampa luminosa se distingue des deux autres espèces par le large espacement de ses spinules thoraciques. La répartition des zones spinuleuses prothoraciques de *Macrocera fasciata*, avec ses quatre sillons ventraux, est très particulière, mais ce caractère doit être de nature spécifique, puisque *M. vittata*, étudié par PLACHTER (1979b) ne présente pas cette disposition. Il en va de même pour la zone postérieure écailleuse de *K. tipuloides* et *reaumurii*, non signalée par cet auteur pour *K. testaceus*.

Les trois genres étudiés sont caractérisés par la réduction des stigmates prothoraciques. Le fait que ceux d'*Arachnocampa luminosa* et de *Macrocera fasciata* sont ouverts, alors que ceux de *K. tipuloides* sont fermés, n'est guère significatif puisque PLACHTER a montré que ceux de *K. testaceus* étaient ouverts : ce fait élimine la distinction faite par cet auteur entre les «Platyurinae» et les Macrocerinae sur le plan des stigmates thoraciques.

L'hypothèse de PLACHTER, selon laquelle les spinules et leur disposition sont liées à la forme de la toile des Keroplatidae est réfutée par le fait, qui semble lui avoir échappé, que KRIVOSHEINA & MAMAEV (1967) et KRIVOSHEINA (1969) ont signalé de telles spinules chez de nombreux autres Diptères, des Pachyneuridae aux Cyclorrhaphes, au point que l'on peut se demander si ces structures fines n'existent pas dans tout l'ordre des Diptères. Dans l'état actuel de nos connaissances, le thorax larvaire des Keroplatidae ne fournit donc pas de caractères systématiques valables au niveau supraspécifique, en dehors de la réduction des stigmates.

ABDOMEN

L'état de nos connaissances sur l'abdomen larvaire des Mycetophiloidea est sensiblement le même que pour le thorax. Nous avons des renseignements sur sa forme et sur son appareil respiratoire, principalement grâce à MADWAR (1937) et à PLACHTER (1979b). RÉAUMUR (1740) a le premier signalé chez *Keroplatus* les quatre lobes exsertiles qui terminent l'abdomen et pense,

Source : MNHN, Paris

pour avoir suivi les trachées « de la tête au derrière », que ces lobes portent des stigmates. MALLOCH (1917) croyait qu'il s'agissait de branchies (« blood-gills »). DUFOUR (1839a), ayant pris la membrane collaire pour un segment thoracique, croit le premier segment abdominal lisse et marqué de noir : il s'agit en fait du métathorax. C'est cet auteur qui attire le premier l'attention sur la fine striation abdominale de *Keroplatus tipuloides* et les « granulations latérales », qu'il considère comme des « mamelons ambulatoires ». DUFOUR signale aussi pour la

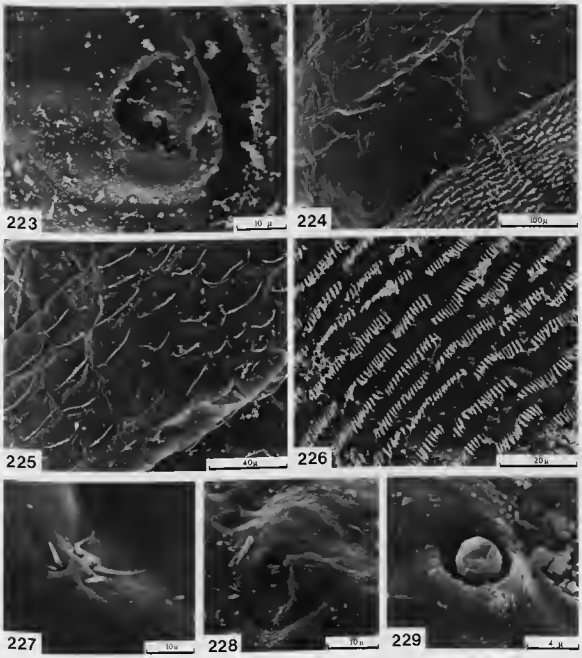


FIG. 223-229. — Thorax larvaire : 223, *Keroplatus tipuloides*, stigmate prothoracique ; 224, d°, zones spinuleuses et écailles du segment I ; 225, d°, zone écailleuse ; 226, d°, zone spinuleuse ; 227, *K. reaumurii*, groupe de sensilles latéro-ventrales du segment I ; 228, d°, stigmate prothoracique ; 229, d°, sensille du segment II.
MEB, photos J. Boudinot.

Source : MNHN, Paris

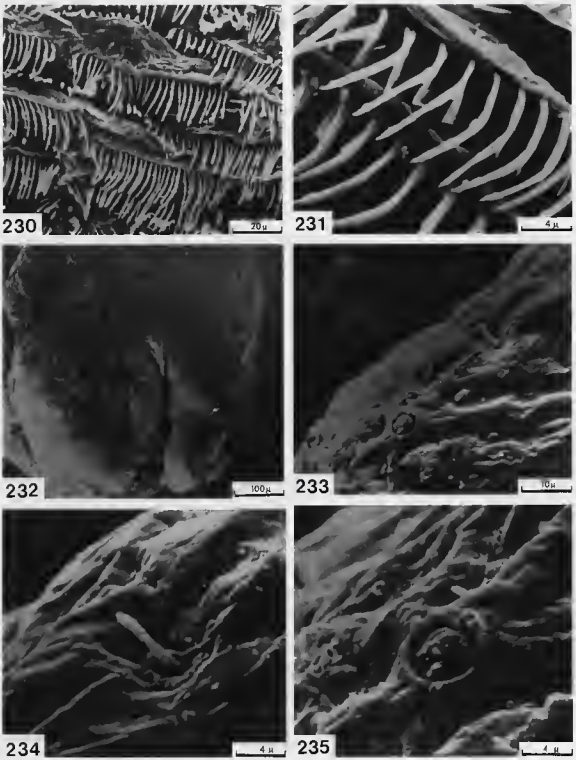


FIG. 230-235. — Abdomen larvaire d'*Arachnocampa luminosa* ; 230, zone spinuleuse du segment IX ; 231, ♂, détail ; 232, extrémité postérieure de l'abdomen ; 233, sensilles du lobe anal ; 234, ♂, sensille en baguette ; 235, ♂, sensille ronde.

MEB, photos J. Boudinot.

Source : MNHN, Paris

première fois le rôle de « truelle » que jouent les lobes postérieurs dans la construction de la toile larvaire. Il affirme encore que cette larve doit avoir des stigmates abdominaux latéraux, que devraient révéler « de nouvelles investigations microscopiques ».

Il aura fallu 150 ans pour que sa prédiction soit accomplie par PLACHTER (1979b), qui découvre des stigmates abdominaux non sclérotinisés chez *Keroplatus testaceus*. Ses descriptions de larves de Keroplatidae permettent aussi de mettre en évidence qu'Arachnocampinae, Macrocerinae et Keroplatinae *Orfeltini* ne possèdent que deux lobes anaux, alors que les *Keroplatini* (*Keroplatus* et *Cerotelion*) en ont quatre.

Les détails morphologiques fins de l'abdomen, encore plus que ceux du thorax, sont très difficiles à voir en microscopie à transmission. Par ailleurs, l'annélation secondaire de l'abdomen rend très confuse l'observation de la segmentation en microscopie à balayage, gênée aussi par la grande taille des pièces, et encore par la sécrétion muqueuse qui reste collée à l'abdomen lorsque l'on ne dispose pas de larves vivantes, mais seulement de larves fixées dans leur fragment de toile. À ce titre, je n'ai pas pu approcher, et de loin, l'excellente qualité des microphotographies de PLACHTER. Je serai donc très bref sur la morphologie abdominale, d'autant que les données publiées indiquent qu'elle a pour le moment peu d'intérêt phylogénétique en raison du nombre réduit de larves étudiées.

Arachnocampa luminosa (fig. 230-235)

Abdomen de neuf segments (fig. 122) relativement bien marqués, de taille croissante jusqu'au septième, puis légèrement décroissante, le segment I ne dépassant pas le tiers de la longueur du VII, le IX à peine plus court que le VIII. Au contraire, plissements secondaires transversaux progressivement moins nombreux du segment I au segment VII, le VIII et le IX presque lisses. Gouttières abdominales latérales à peine marquées. Pas de stigmates abdominaux visibles.

Spinulation abdominale visible à grossissement 100, de même type que celle du thorax : formée d'une zone spinuleuse antérieure dont les peignes antérieurs sont plus courts et plus serrés que les postérieurs (fig. 230-231). En arrière de chaque zone spinuleuse, de part et d'autre de la ligne médiane, une courte soie sensorielle, et une soie externe plus longue ; enfin, deux paires de soies latérales, l'une courte, l'autre longue. Segment IX (fig. 232-235) avec une seule paire de lobes anaux, petits, munis chacun d'une papille sensorielle ronde, submédiane et ventrale (fig. 235), et de quelques soies sub-basales fines, en baguette (fig. 234).

Macrocera fasciata (fig. 236-241)

Abdomen de neuf segments (fig. 151), segmentation marquée par de légers étranglements, mais peu distincte. Segments de taille croissante du premier au septième, le I ne dépassant pas le quart de la longueur du VII. Taille légèrement décroissante du VIII par rapport au VII, plus forte du IX par rapport au VIII. Plissements secondaires bien distincts sur tous les segments, un peu moins prononcés sur le premier. Segment IX conique, bien plus étroit à l'apex qu'à la base. Gouttières latérales peu prononcées. Des stigmates abdominaux non sclérifiés et obturés.

Spinulation ventrale très petite, invisible au grossissement 100, formée d'une zone spinuleuse antérieure elle-même divisée en trois parties : une étroite bande antérieure de deux rangées de spinules moyennes et peu serrées, une large bande médiane constituée d'une douzaine de rangées de peignes courts et serrés, enfin une bande de deux rangées de peignes à spinules longues et écartées (fig. 236). Bandes spinuleuses plus écartées latéralement, les spinules médianes plus courtes (fig. 237). Postérieurement à la zone spinuleuse, une paire de soies sensorielles situées à peu près au milieu de la face ventrale ; un groupe de quatre sensilles à base enfoncée, un peu en dehors et en arrière, avec une soie accessoire (fig. 239) ; enfin une sensille latérale proche de la marge postérieure du segment (fig. 238). Segment IX (fig. 240-241) avec une paire de lobes anaux en position apicale, chaque lobe muni d'une sensille ronde subapicale et de deux soies accessoires relativement longues, l'une en avant, l'autre en arrière du milieu.

Keroplatus tipuloides (fig. 242-247)

Abdomen de neuf segments, la segmentation entièrement masquée par les plissements trans-

Source : MNHN, Paris

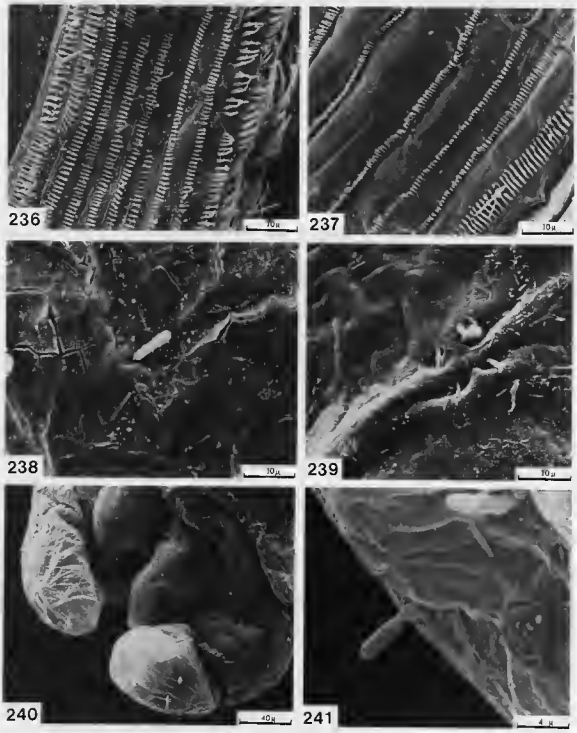


FIG. 236-241. — Abdomen larvaire de *Macrocera fasciata* ; 236, zone spinuleuse du segment IV, partie médiane ; 237, zone spinuleuse du segment VI, partie latérale ; 238, sensille latéro-postérieure du segment V ; 239, groupe de sensilles ventrales du segment I ; 240, extrémité postérieure de l'abdomen ; 241, sensilles du lobe anal. MEB, photos J. Boudinot.

Source : MNHN, Paris

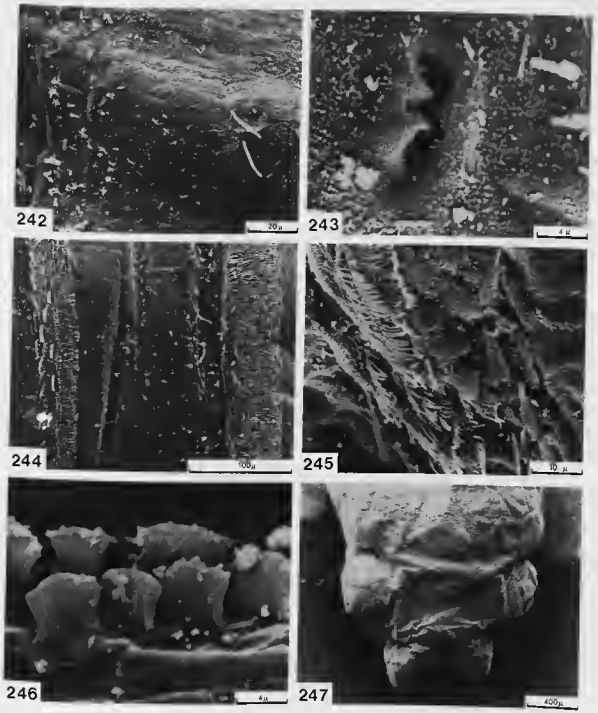


FIG. 242-247. — Abdomen larvaire de *Keroplatus tipuloides* : 242, stigmate abdominal **I** et sensilles latérales ; 243, stigmate abdominal **I** ; 244, bandes ventrales spinuleuses et écailleuses d'un segment médian ; 245, bande spinuleuse ; 246, bande écailleuse ; 247, extrémité de l'abdomen.
MEB, photos J. Boudinot.

Source : MNHN, Paris

versaux secondaires (fig. 179). Côtés de l'abdomen portant deux rangées de bourrelets délimitant une gouttière longitudinale bien marquée. Plis ventraux nettement plus forts que les plis dorsaux, formant eux aussi des bourrelets. Segment IX plus distinct, court, transverse, plus étroit que le précédent. Des stigmates abdominaux non sclérifiés, ouverts en fente onduleuse (fig. 242-243).

Spinulation ventrale invisible au grossissement 100. Zone antérieure formée de quatre bandes : une zone formée de trois ou quatre rangées irrégulières d'écailles dressées, formées de spinules soudées comme le montre l'état intermédiaire de *Cerotelion* (PLACHTER, 1979b) ; une bande de quatre ou cinq rangées de peignes à spinules moyennement longues et serrées ; une large bande dépourvue d'ornementation, et enfin une dernière bande, plus large que la deuxième, de peignes spinuleux (fig. 244-246). Je n'ai pas trouvé de soies sensorielles ventrales, mais seulement quelques soies latérales au-dessous des stigmates.

Segment IX portant une paire de lobes anaux bien distincts et une paire de lobes latéraux peu individualisés, mais plus larges que les lobes anaux (fig. 247). Une large papille ronde, apicale, et quelques soies accessoires.

Discussion

Arachnocampa se distingue des deux autres genres par sa zone spinuleuse ventrale simplement divisée en deux bandes ne différant que par la longueur des spinules formant les peignes, *Macrocera* possédant trois bandes et *Keroplatus* quatre. Il est également caractérisé par l'absence de toute trace de stigmates abdominaux. Quant à *Keroplatus*, il se place nettement à part des deux autres genres par sa zone ventrale à écailles, que l'on retrouve aussi chez *Cerotelion*, la réduction du segment IX, la présence de quatre lobes anaux au lieu de deux, et la perte apparente des sensilles ventrales médianes. *Macrocera* occupe une place intermédiaire entre les deux genres, tant sur le plan de l'équipement sensoriel que sur celui de la segmentation secondaire et de la taille du segment IX. La plupart de ces caractères sont donc clinaux, et comme ils ne sont connus que pour quelques larves, ils seront de peu d'utilité dans les analyses phylogénétiques. On notera cependant avec PLACHTER (1979b) que les *Keroplatini* connus sont bien caractérisés par leur quatre lobes terminaux (caractère auquel on ajoutera sans doute les écailles ventrales, absentes chez les *Orfeliini*, lorsque davantage d'espèces seront connues). PLACHTER remarque aussi que la segmentation secondaire débute au premier segment abdominal chez les *Macrocera*, au deuxième chez les autres Keroplatidae, mais ceci n'est pas une règle générale, car autant la larve d'*Arachnocampa* que les deux larves de *Keroplatus* étudiées ici montrent des plissements sur le premier segment abdominal.

Source : MNHN, Paris

SYSTÉMATIQUE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Les concepts et les critères qui sont entrés en jeu lors de la rédaction de la partie systématique de ce travail sont exposés *in* MATILE, TASSY & GOUJET (1987), et il est par conséquent inutile d'y revenir. Je préciserai cependant que, menant des recherches phylogénétiques, il va de soi que je partage le concept « évolutif » de l'espèce (*evolutionary species*), tel qu'il a été proposé par HENNIG (1950, 1966a) et SIMPSON (1951, 1961), et repris notamment par WILEY (1978). SIMPSON et WILEY définissent « l'espèce évolutive... comme une lignée unique de populations formées d'une suite d'ancêtres et de descendants, qui maintient son identité à l'égard des lignées semblables et qui présente ses propres tendances évolutives et son propre destin historique ».

En ce qui concerne les critères de l'espèce, faute de pouvoir recourir chez les Keroplatidae aux critères biologiques, je suis contraint de me contenter des critères morphologiques. Comme par ailleurs ces Insectes ne se laissent le plus souvent récolter qu'à l'unité ou en très petit nombre, la signification de ces critères pourrait être singulièrement réduite par l'ignorance où l'on est ainsi de l'amplitude des variations. Ces critères sont cependant fortement corroborés par l'expérience. Chez la plupart des Diptères, les critères discriminants de l'espèce reposent surtout sur l'étude des genitalia mâles, dont la tradition remonte à la fin du XIX^e^ siècle (pour les Mycetophiloidea, voir les belles illustrations de DZIEDZICKI, 1884, 1885, sur les genres *Monoclona*, *Mycetophila*, *Boletina*, *Sciophila*...). Ces critères n'ont jamais été mis en défaut depuis un siècle, et en particulier chez les Drosophilidae, où la découverte par les généticiens d'espèces jusqu'ici confondues a toujours été suivie de la mise en évidence de caractères génitaux constants permettant de les séparer, et inversement (STURTEVANT, 1919 ; TSACAS & BOCQUET, 1976).

En dehors des tests favorables à la validité des critères morphologiques génitaux obtenus non seulement chez les Drosophilidae, mais aussi chez des Nématocères biologiquement bien étudiés comme les Culicidae et les Simuliidae, cette validité me paraît appuyée par quatre observations concernant l'ensemble des Diptères et confirmées chez les Mycetophiloidea :

1°. Les mâles obtenus d'élevage à partir d'une même ponte possèdent tous des genitalia identiques.

2°. Des mâles provenant de localités très éloignées, par exemple de Mongolie et de France, ou d'Europe occidentale et d'Amérique du Nord, montrent des genitalia rigoureusement semblables.

3°. Des mâles récoltés au XVIII^e^ siècle ont eux aussi des genitalia identiques à ceux capturés de nos jours.

4°. Dans les trois cas précédents, s'il existe néanmoins de petites variations, elles sont réparties de façon aléatoire.

Sans nier que dans tous les cas, et quels que soient les critères employés, la décision que tel ou tel individu se rapporte à telle espèce demeure une hypothèse, je pense donc légitime de poser comme principe que deux spécimens de Keroplatidae dont les genitalia mâles sont identiques sont conspécifiques. L'hypothèse inverse, c'est-à-dire l'estimation du degré de différence suffisant pour considérer que l'on est en présence de deux espèces distinctes est sans doute plus aléatoire, surtout lorsque, comme c'est souvent le cas, on ne dispose que de quelques individus, voire de deux seulement.

La notion de « différence génitale significative » ne repose en effet que sur l'état d'avancement de nos connaissances sur ce que sont les espèces « biologiques » chez les Diptères. On a vu plus haut que dans les groupes où des critères autres que les critères morphologiques étaient disponibles, les diptéristes avaient déterminé les limites dans lesquelles les différences morphologiques traduisaient l'existence d'espèces biologiquement fondées. Notre seule possibilité est alors de poser *a priori* que des modifications comparables dans le phénotype de ces groupes et celui

Source : MNHN, Paris

de groupes pour lesquels on n'a pas de données biologiques traduisent des modifications comparables dans le génotype des uns et des autres. En ce qui concerne les Diptères, les différences systématiques semblent relativement bien établies ; elles s'appuient sur deux siècles d'observations, un siècle pour les genitalia, et peuvent donc être considérées comme fiables jusqu'à preuve du contraire.

Le cas des genres et des sous-genres pose lui aussi des problèmes, quoique de nature différente, puisque les catégories supraspécifiques sont des ensembles de lignées, alors que les espèces sont les lignées elles-mêmes (WILEY, 1978). Je partage la conception du genre présentée par DUBOIS (1981, 1985, 1988), qui le considère comme une *unité évolutive*, c'est-à-dire une entité phylogénétique, génétique et écologique, mais avec cette différence qu'à mon avis, pour que le genre constitue une unité phylogénétique, il doit reposer sur une stricte monophylie, et non former un groupe éventuellement paraphylétique, comme le proposent MAYR (p. ex. 1969) et DUBOIS (voir discussion *in* MATILE, TASSY & GOUJET, 1987).

En ce qui concerne les critères génériques, j'ai déjà fait remarquer que le seul qui me paraissait objectif était celui de l'âge absolu minimum proposé par HENNIG (MATILE, 1981a). La Partie biogéographique du présent travail montrera, je l'espère, que cet âge peut bien souvent être déterminé, même en l'absence de fossiles. Elle devrait montrer aussi que presque tous les genres étudiés remontent au moins au Crétacé supérieur et devraient donc, selon l'échelle proposée par HENNIG pour les Arthropodes, être classés au niveau hiérarchique de la tribu. L'adoption du critère de HENNIG amènerait donc des bouleversements dans la classification hiérarchique des Keroplatidae, bouleversements auxquels je ne me suis pas décidé non pour des raisons théoriques, mais pour des raisons pratiques.

Je n'ai édifié de nouveaux genres que s'ils me paraissaient justifiés par des différences structurales uniques et exclusives, notamment dans les genitalia mâles. De même, la nouvelle tribu des *Robsonomyiini* a été basée sur un caractère céphalique unique non seulement chez les Keroplatidae, mais probablement chez tous les Diptères (la séparation de l'occiput et du phragme par des aires membraneuses). Les *Keroplatini* sont fondés sur un caractère des palpes, moins spectaculaire, mais également exclusif. Les sous-genres ont été proposés lorsque certaines espèces différaient du groupe de l'espèce-type par des combinaisons originales de caractères auxquelles s'ajoutaient des différences génitales significatives, mais non uniques au sein des Keroplatidae.

L'historique de la systématique des Keroplatidae au niveau des sous-familles sera donné lors de l'introduction à chacune d'entre elles. Rappelons que la classification adoptée est celle que j'ai proposée en 1981 (MATILE, 1981a) : les Keroplatidae y sont divisés en Arachnocampinae, Macrocerinae et Keroplatinae. La morphologie des genres-types de ces trois sous-familles a fait l'objet de la première Partie de cette monographie. La présente deuxième Partie, systématique, comprend les clés de détermination des sous-familles, des tribus et des genres d'Arachnocampinae, de Macrocerinae et des Keroplatinae de la tribu des *Keroplatini*, ainsi que la diagnose détaillée des différents genres et sous-genres composant ces mêmes taxa. Des clés des espèces ont été ajoutées lorsque nécessaires ; elles ne figuraient pas dans mon travail de 1986.

Les quelques données biologiques disponibles ont été traitées à la suite de la description morphologique de chaque genre : elles ne sont pas en nombre suffisant pour justifier un chapitre propre, d'autant qu'elles sont loin d'être toutes originales. Très inégales, elles concernent les taxa suivants : *Arachnocampa s. str.* (p. 127), *A.* (*Campara*) (p. 132), *Macrocera* (p. 164), *Cerotelion* (p. 198), *Heteropterna s. str.* (p. 232), *H.* (*Scrobicula*) (p. 252), *Keroplatus* (p. 266), *Mallochinus* (p. 279) et *Tergostylus* (p. 345).

Source : MNHN, Paris

CLÉS DES SOUS-FAMILLES

Clé des imagos

1. — Une fusion radiomédiane (fig. 33, 35 : frm) **2**
   — Pas de fusion radiomédiane, une petite transverse antérieure distincte (fig. 31 : ta) **3**
2. — Un sclérite cérébral distinct (fig. 8-9 : slc). Pas de peignes tibiaux **II-III**, le plus souvent nervure M4 courbée à la base vers Cu1b (fig. 33) ..... ***Macrocerinae***
   — Pas de sclérite cérébral. Au moins un peigne sur les tibias II-III (fig. 54-55 : p int). R4 jamais courbée à la base vers Cu1b (fig. 35) .. .. ***Keroplatinae*** (*pars major*)
3. — R4 absente ; R5 largement séparée de R1, se terminant à l'apex de l'aile (fig. 31)..... ***Arachnocampinae***
   — R4 présente ; R5 rapprochée de R1, se terminant avant l'apex de l'aile (fig. 1117) ; genres *Asynapbleba* et *Palaeoplatyura*..... ..... ***Keroplatinae*** (*pars minor*)

Clé des nymphes

1. — Nototbèque avec une crête sagittale sur laquelle s'insère un éventail de soies (fig. 105-107 : cr sag). Aire clypéofaciale séparée en deux par un sillon distinct (fig. 106-107 : pl clf). Mâle : proctigère avec une thèque distincte (fig. 111)..... ***Arachnocampinae***
   — Nototbèque dépourvue de crête. Sillon clypéofacial peu visible (fig. 113, 116). Mâle : Proctigère sans thèque distincte **2**
2. — Stigmates thoraciques et abdominaux simples, cerques mâle-femelle à enveloppe non bifide (fig. 113-115) ..... ***Macrocerinae***
   — Stigmates thoraciques et abdominaux à plusieurs orifices, cerques mâle-femelle enveloppés dans des fourreaux bifides (fig. 118-121) ..... ***Keroplatinae***

Clé des larves

1. — Capsule céphalique allongée, étranglée au milieu (fig. 123). Deux paires de stemmates (fig. 127). Bras tentoriaux robustes (fig. 133). Pas de lobes labraux latéraux (fig. 126, 128). Sclérite hypopharyngien relié au cadre hypopharyngien par deux processus dorsaux (fig. 137-139)..... ***Arachnocampinae***
   — Capsule céphalique pas plus longue que large, ou peu plus longue que large, non étranglée (fig. 152, 180). Une seule paire de stemmates (fig. 154, 182). Bras tentoriaux extrêmement fins (fig. 165, 192). Des lobes labraux latéraux (fig. 155-156, 183, 187). Cadre hypopharyngien indépendant du sclérite (fig. 162-164, 193-196)..... **2**

Source : MNHN, Paris

2. — Capsule céphalique pentagonale (fig. 152-153). Antennes très grandes, en position latérale (fig. 154-155). Incisures génales réduites (fig. 154). Cardo étiré dans le sens de la longueur (fig. 161)..... ***Macrocerinae***

— Capsule céphalique subrectangulaire (fig. 180-181). Antennes petites, en position antérieure (fig. 180-183). Incisures génales grandes (fig. 182). Cardo non étiré dans le sens de la longueur (fig. 184). ***Keroplatinae***

Nota. — On remarquera au sujet des stades préimaginaux que le nombre connu de ceux-ci est négligeable par rapport aux nombres de genres composant les Keroplatidae. Ces clés ont donc une valeur toute relative.

SOUS-FAMILLE DES ARACHNOCAMPINAE

INTRODUCTION

On n'a longtemps connu qu'une seule espèce d'Arachnocampinae, le « Ver luisant de Nouvelle-Zélande », *Arachnocampa luminosa*, reconnu comme appartenant aux Mycetophiloidea par OSTEN SACKEN en 1886 [17]. Cet insecte fut décrit par SKUSE (1890) dans le genre *Bolitophila*, en raison de la position de la nervure transverse basale et de la présence d'un rameau médian basal distinct.

En 1924 EDWARDS, ayant pu se procurer un mâle de cette espèce, souligne à la fois son originalité, ses affinités avec *Bolitophila*, et aussi celles qu'il présente avec les Keroplatidae (EDWARDS, 1924a). Il remarque l'absence de peignes tibiaux postérieurs, qui rapproche l'espèce de *Bolitophila*, et celle de l'empodium et des pulvilles, qui la rapproche des Keroplatidae (sauf les Macrocerinae). EDWARDS note aussi les similitudes de la biologie larvaire de l'espèce avec celle des Keroplatidae alors connus. Il pense qu'il est « probablement justifié » de la classer dans les Bolitophilidae mais établit pour elle le nouveau genre *Arachnocampa*, en énumérant toute une série de caractères imaginaux le séparant de *Bolitophila*.

En 1927, TONNOIR & EDWARDS conservent encore le genre dans les Bolitophilidae, tout en insistant sur le fait que : « la larve est complètement différente de celle de *Bolitophila* et peut à peine se distinguer de la larve de *Keroplatus* ». Cependant EDWARDS (1934b) ayant pu enfin comparer la larve d'*Arachnocampa* à celle d'un « *Keroplatus* » (en réalité celle de *Cerotelion lineatum*) et d'un *Bolitophila*, conclut que ce genre est étroitement apparenté à *Keroplatus* tandis que ses relations avec *Bolitophila* ne peuvent être que lointaines.

FERGUSON (1925) décrit brièvement de Tasmanie un deuxième *Arachnocampa*, lui aussi lumineux, *A. tasmaniensis*. HUDSON résume en 1950 l'historique des recherches sur *A. luminosa* jusqu'à 1946. Selon HARVEY (1952), un Ver luisant appartenant peut-être au genre *Arachnocampa* existerait aux Iles Fidji ; HARVEY ne cite pas sa source, que je n'ai pu retrouver : à ma connaissance, aucun Mycetophiloidea n'a été décrit de ces îles depuis 1952.

GATENBY (1959) consacre une note à l'anatomie, la morphologie, la physiologie et l'éthologie de « *Bolitophila (Arachnocampa) luminosa* ». Ayant cru comprendre, en effet, que le genre d'EDWARDS n'était basé que sur les mœurs larvaires, il préfère conserver le binôme original et ajoute à la confusion en citant le nom d'*Arachnocampa* à la place réservée normalement au sous-genre. GATENBY & COTTON (1960), GANGULY (1960) et GATENBY (1960a) adoptent tous trois le binôme *Bolitophila luminosa*. Le dernier de ces travaux apporte pour la première fois des éléments de description d'une « forme » austra-

17. Auparavant, on croyait qu'il s'agissait d'une larve de Coléoptère.

Source : MNHN, Paris

lienne (Nouvelle-Galles du Sud) de Ver luisant.

RICHARDS (1960) place correctement *luminosa* dans le genre *Arachnocampa*, dans un important article fondé sur de longues observations sur le terrain, tandis que HARRISON (1961) consacre une courte note à rectifier l'erreur taxinomique de GATENBY (1959) et à redéfinir le genre et son espèce-type. Enfin, en 1966, ce même auteur décrit l'espèce de Nouvelle-Galles du Sud, *A. richardsae*, ainsi qu'une autre du Queensland, *A. flava* (récoltée par PERKINS dès 1935) ; il crée pour ces deux espèces le sous-genre *Campara*. RICHARDS (1964) cite aussi un *Arachnocampa* de l'état de Victoria, sans préciser s'il s'agit ou non d'une espèce déjà décrite.

COLLESS (1970a) classe *Arachnocampa* dans les Keroplatidae (en fait pour lui les Keroplatinae, puisqu'il ne reconnaît pas le statut familial de ce taxon), mais note en bas de page qu'il ne fait ainsi que suivre EDWARDS (1929c) et HARRISON (1966), alors qu'à son avis on pourrait très bien fonder pour ce genre une sous-famille distincte. Pour PLACHTER (1979b), l'appartenance d'*Arachnocampa* aux Keroplatidae ne fait aucun doute si l'on se base sur la morphologie et la biologie larvaire. Enfin MATILE (1981a) propose formellement la sous-famille des Arachnocampinae comme groupe-frère de l'ensemble Macrocerinae + Keroplatinae.

DESCRIPTION DES SOUS-GENRES

SOUS-GENRE ARACHNOCAMPA S. STR.

Arachnocampa Edwards, 1924a : 177. Espèce-type : *Bolitophila luminosa* Skuse, 1890, par désignation originale.

Les deux espèces de ce sous-genre, *A. luminosa* (habitus, fig. 248) et *A. tasmaniensis*, sont très proches l'une de l'autre. D'après la littérature, en effet, les imagos des deux espèces ne diffèrent que par des détails de coloration, les proportions des antennes, des tibias et des tarses, et la ciliation réduite ou nulle des latérotergites chez *A. tasmaniensis* (FERGUSON, 1925 ; GATENBY, 1960 ; HARRISON, 1966). En ce qui concerne la larve, les mandibules d'*A. tasmaniensis* ne portent qu'une seule dent distale (deux chez *A. luminosa*) et les aires abdominales spinuleuses sont moins étendues. Les caractères décrits dans la Partie morphologique du présent travail devraient donc suffire à définir le sous-genre, à cette réserve près que je n'ai pu examiner d'échantillons d'*A. tasmaniensis*.

Biologie. — En raison du spectacle que fournit *A. luminosa* dans les grottes de Waitomo, en Nouvelle-Zélande (voir par exemple la description *in* EDWARDS, 1924a), cette espèce est sans doute la mieux connue de tous les Keroplatidae sur le plan biologique. De nombreux points restent cependant à éclaircir, comme le montreront les contradictions relevées plus loin, malgré les nombreuses notes qui lui ont été consacrées depuis celle de MEYRICK, en 1886. Les principales sont celles de NORRIS (1894) et surtout HUDSON (notamment 1890, 1926, 1928, 1950) et plus récemment de GATENBY (1959, 1960a, b), GATENBY & COTTON (1960) et RICHARDS (1960). Une bibliographie exhaustive d'*A. luminosa* a été donnée par PUGSLEY (1983), et ce même auteur a consacré un important travail à l'écologie de l'espèce à Waitomo (PUGSLEY, 1984).

Un certain nombre d'observations contradictoires sur le comportement et la luminosité du Ver luisant de Nouvelle-Zélande ressortent de la lecture de ces travaux. Elles seront mentionnées et discutées dans les paragraphes suivants.

A. luminosa habite les grottes calcaires, les tunnels de mine désaffectés, les berges des ruisseaux, les crevasses humides et ombragées. Dans la pluvisylve, la larve peut même tisser sa toile sous les frondes des fougères arborescentes. On notera tout d'abord qu'il y a lieu de distinguer les populations habitant de grandes cavités naturelles et artificielles et celles qui fréquentent des microbiotopes épigés. Les populations cavernicoles renferment des individus dont les larves, les nymphes et les imagos sont de plus grande taille, et les toiles tissées sont singulièrement plus développées.

Les œufs, non luminescents, de couleur blanc

Source : MNHN, Paris

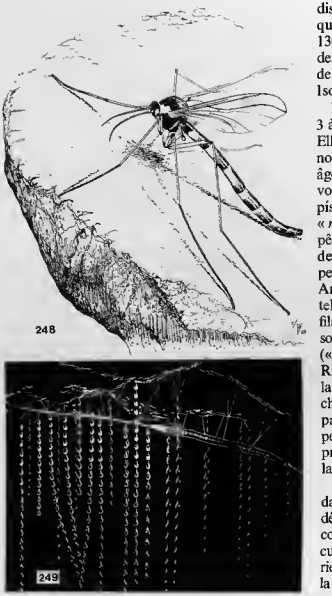


FIG. 248-249. — *Arachnocampa luminosa* (Skuse) : 248, abitus du mâle (d'après Matile, 1970b) ; 249, larve dans sa toile (d'après une photographie de S. A. Rumsey, *in* Richards, 1960).

légèrement jaunâtre, sont sphériques et de grande taille (0,75 mm). Ils sont collants et adhèrent au substrat sur lequel ils sont déposés. La matière adhésive dont ils sont revêtus est sécrétée par une paire de glandes annexes de couleur orangé vif d'après GATENBY. RICHARDS a examiné des milliers d'œufs sans trouver trace de ciment orangé. Peut-être, comme le texte de GATENBY le laisse supposer, cette teinte orangée est-elle propre aux glandes elles-mêmes, sur le vivant (elles sont blanchâtres sur la femelle que j'ai pu disséquer après fixation), et non au « ciment » qu'elles sécrètent. La femelle pond en moyenne 130 œufs, isolément ou par petits groupes d'une demi-douzaine au plus. À Waitomo, beaucoup de ces œufs sont dévorés par les Opilions et les Isopodes.

La larve néonate est cylindrique et mesure de 3 à 5 mm de long pour un diamètre de 0,33 mm. Elle est luminescente dès l'éclosion, d'une luminosité souvent plus forte que celle de larves plus âgées. À Waitomo, les larves se répandent sur les voûtes dès l'éclosion, et commencent à bâtir une piste centrale tubulaire (« *nest* » de RICHARDS, « *runway* » de GATENBY) ainsi que des filaments-pêcheurs. À trois semaines, la larve mesure 6 mm de long sur 0,5 de large et ses filaments-pêcheurs peuvent atteindre 5 cm. GATENBY a observé à Arapuni de jeunes larves situées en des endroits tels qu'il ne leur était pas possible de sécréter des filaments-pêcheurs verticaux. Dans ce cas, ils sont remplacés par une petite zone muqueuse (« *a mucous smear* ») sur la paroi elle-même ; RICHARDS ne cite aucun cas de ce genre. Les larves sont capables de quitter leur toile pour chercher un endroit plus favorable, en couvrant parfois d'assez longues distances. Leur développement total prend de huit à neuf mois et comprend, contrairement à la règle, cinq stades larvaires (PUGSLEY, 1984).

La larve mûre atteint jusqu'à 4 cm de long dans les grottes, tandis que les larves épigées ne dépassent pas 3 cm. GATENBY décrit ainsi la coloration d'une larve mûre, visible à travers la cuticule transparente : la tête et la partie antérieure du thorax apparaissent noirs en raison de la présence de pigments sous-cuticulaires bleus et noirs ; la moitié antérieure du reste du corps est de couleur brun chocolat à cause du contenu du tube digestif et des cœca gastriques. Cette zone est en partie masquée par quatre bandes allongées, grises, de corps gras. Enfin, la moitié postérieure est divisée en deux zones, l'une colorée en rose par les tubes de Malpighi, l'autre hyaline et jaunâtre, renfermant l'organe lumineux.

La toile construite par la larve d'*A. luminosa* peut se diviser en trois parties. La première représente ce que MATILE & BURGHELE-BALACESCO (1969) appellent « toile-refuge » chez *Keroplatus* et *Cerotelion*. Elle est tissée dans une fissure ou un trou qui peuvent parfois atteindre 3 cm de profondeur. RICHARDS ne mentionne pas

Source : MNHN, Paris

l'existence dans la grotte de Waitomo de cette structure très répandue chez les Keroplatidae. Peut-être le substrat ne permet-il pas d'en édifier, ou n'y a-t-il pas assez d'anfractuosités disponibles pour un si grand nombre d'insectes ? De la toile-refuge s'étend une piste horizontale généralement rectiligne et atteignant environ 2,5 fois la longueur de la larve elle-même, soit 10 cm pour une larve mûre. Il s'agit d'un tube de soie doublé de mucus à l'intérieur et amarré à la voûte par de minces fils soyeux. L'animal, qui s'y tient face ventrale vers le haut, peut en cas d'alerte parcourir cette piste en trois ou quatre séries d'élongations-contractions, regagnant ainsi son refuge en quelque trois secondes. Comme toutes les autres larves de Keroplatidae connues, elle peut aussi s'y retourner en glissant le long de son propre corps. Enfin, elle peut la percer d'un coup de mandibules pour en faire émerger la partie antérieure de son corps ; la piste se répare lorsque la larve, repassant sur l'ouverture, l'enduit de mucus. La larve peut quitter sa piste centrale pour une raison ou pour une autre, et en reconstruire une nouvelle en dix minutes.

Autour de la piste centrale pendent des filaments verticaux, ou filaments-pêcheurs, séparés les uns des autres par une distance de quelques millimètres (fig. 249). Leur longueur dépend de l'habitat des larves. Pour les épigées, elle va de quelques millimètres á quelques centimètres, une longueur de trois pouces (environ 7,6 cm) étant considérée comme exceptionnelle par GATENBY & COTTON. Ces filaments d'une grande force tensile peuvent atteindre jusqu'á 50 cm pour les formes cavernicoles, chez lesquelles il peut y en avoir jusqu'á 70 par larve. Les filaments-pêcheurs sont couverts de gouttelettes muqueuses piriformes, qui mesurent environ 1 mm de diamètre pour 1,5 de longueur, et sont séparées les unes des autres par environ 1 mm.

Les observations sur le mode de sécrétion de ces filaments-pêcheurs sont apparemment contradictoires. Pour GATENBY & COTTON, les filaments, même trés longs, sont sécrétés en une seule fois. Pour RICHARDS, le processus est continu, c'est-à-dire que la larve accroît progressivement tous ses filaments, l'un aprés l'autre. L'observation de GATENBY & COTTON est basée sur la construction d'un filament un peu plus long que la larve, celle-ci, mise en élevage, ayant dû recommencer *de novo* une toile. Celle de RICHARDS est le fruit d'examens quasi journaliers de toiles déjà en place. Il me paraît vraisemblable qu'une larve jeune, ou changeant d'emplacement, commence par sécréter d'un seul coup des filaments relativement courts, mais nombreux, puis en accroisse journellement la longueur au fur et à mesure de sa longue vie larvaire. J'ai souvent observé, chez divers Keroplatidae, le processus d'allongement d'un fil de capture : la larve le sectionne à la base au moyen de ses mandibules, sécrète une ou deux gouttelettes muqueuses sur quelques millimétres de soie et raccroche son fil á la même place. Il n'y a pas de raison de penser qu'il en va autrement chez *A. luminosa*. On verra plus loin que j'ai tout lieu de croire qu'une larve de 4 cm doit pouvoir sécréter en une seule fois un filament de cinq centimétres. Ces proportions sont très compatibles avec l'illustration donnée par GATENBY & COTTON. Les filaments-pêcheurs sont trés rapprochés les uns des autres et s'emmêlent au moindre courant d'air ; par ailleurs, ils servent à capturer les proies attirées par la lumiére émise. La larve doit donc se livrer á de nombreux travaux d'entretien ; ceux-ci ont lieu la nuit pour les larves épigées, á toute heure pour les cavernicoles.

Les proies d'*A. luminosa*, dans la grotte de Waitomo, sont principalement de petits Chironomides, *Tanypus debilis* Hutton, dont les larves se développent dans le sol boueux de la grotte. RICHARDS cite aussi *Chironomus zealandicus* Hudson, des Culicides, des Psychodides, des Tipulides et des Anisopodides, ainsi que des Trichoptéres, des Plécoptéres, des Éphéméres et de petits Isopodes. Le cannibalisme est fréquent, surtout aux dépens d'autres larves, qui peuvent d'ailleurs se livrer de furieuses batailles. Dans le milieu épigé, GATENBY & COTTON citent comme proies des microdiptéres et des microlépidoptéres.

La façon dont les larves s'emparent de leurs proies est, elle aussi, controversée. EDWARDS (1924a) pensait qu'elles enroulaient leur filament-pêcheur autour de leur corps pour hisser l'insecte englué á leur niveau ; cette hypothèse a été controuvée. GATENBY a observé une larve en captivité descendre le long de son filament pour dévorer une mouche domestique ; il ne précise pas s'il s'agit d'un comportement habituel, bien que cette larve ait été ainsi nourrie pendant plusieurs mois au laboratoire. Quant á RICHARDS,

Source : MNHN, Paris

aprés de nombreuses observations, elle affirme que les larves avalent leur filament-pêcheur jusqu'á ce que la proie soit á leur bauteur. Elle a ainsi assisté à l'engloutissement en une minute d'un filament de 30 cm de long ! Pour ce faire, la larve avait laissé pendre la moitié antérieure de son corps á la verticale de sa piste centrale. Les filaments-pêcheurs de la larve élevée par GATENBY étaient beaucoup plus courts que ceux que l'on peut voir á Waitomo, et les deux comportements existent certainement en fonction de la distance à parcourir pour atteindre la proie.

Selon GATENBY, la larve suce d'abord les liquides internes de sa proie, puis en découpe soigneusement l'enveloppe en morceaux de taille convenable pour être avalés. D'après RICHARDS, la toile est nettoyée des débris par la larve, mais elle ne précise pas s'ils sont jetés ou ingérés. La découverte par GATENBY de petits fragments de pattes sectionnés dans le tube digestif est en faveur de son hypothèse, qui s'accorde d'ailleurs avec mes propres observations sur *Macrocera fasciata* (p. 169). RICHARDS affirme que les proies prises dans la toile meurent rapidement, même avant d'être atteintes par la larve. La présence éventuelle d'acide oxalique dans les filaments-pêcheurs n'a pas encore été testée. Si l'on ne trouve pas d'oxalates dans les glandes salivaires (GREEN, *comm. pers.*), les gouttelettes des filaments ont un pH fortement acide (PUGSLEY, *comm. pers.*).

La lumière émise par la larve d'*A. luminosa* est d'un beau bleu-vert et se reflète dans les gouttes muqueuses de sa toile. Sa longueur d'onde est de 475 á 488 nm (SHIMOMURA, JOHNSON & HANEDA, 1966). Une larve cavernicole peut briller pendant 24 heures, mais en fait, á Waitomo, peu d'entre elles s'illuminent pendant la journée. Les larves épigées s'allument au crépuscule et leur luminosité est maximale avant l'aube. Pour GATENBY, l'espéce est dépourvue d'horloge biologique ; en effet, les larves conservées á l'obscurité brillent pendant la journée et au contraire s'éteignent, la nuit, si on les éclaire avec une lampe-torche. Ceci est en contradiction formelle avec les observations menées á Waitomo : le comportement rapporté par GATENBY est sans doute dû aux conditions de captivité.

La luminosité et l'intensité de l'émission peuvent être contrôlées par l'insecte, celui-ci mettant á peu prés une minute pour s'éteindre. D'aprés RICHARDS, les larves affamées et celles qui se battent sont nettement plus brillantes que les autres. GATENBY a fait l'expérience de sectionner la partie d'une larve renfermant l'organe lumineux. Dans ce cas, celui-ci émet de la lumiére pendant 48 heures s'il est maintenu humide (ce phénoméne se produit dans la nature lorsqu'une larve en dévore une autre ; l'organe lumineux est rejeté et brille au sol pendant quelque temps). Si la partie sectionnée contient aussi le dernier ganglion abdominal, l'organe s'éteint. Si l'on sectionne l'organe lumineux d'une larve éteinte, il s'illumine immédiatement, tandis que si l'organe sectionné est imbibé du sang d'une larve éteinte, il demeure allumé. GATENBY en conclut donc que c'est l'extinction qui est « volontaire », qu'elle est commandée par le dernier ganglion abdominal et qu'il n'y a pas d' « hormone d'extinction ».

Nous en venons ici à un point important, celui de l'extinction immédiate de toutes les larves d'une population á la suite d'un bruit soudain. Depuis que les grottes de Waitomo sont l'objet de visites organisées, les guides croient fermement á ce phénoméne et recommandent donc le plus grand silence aux visiteurs. Le père de F. W. EDWARDS (*in* EDWARDS, 1924a) rapporte que cette extinction générale se produisit à la suite du tumulte provoqué par l'embrasement de son filet. Or GATENBY raconte qu'il a hurlé et battu des mains á Waitomo sans aucun effet de ce genre. À Arapuni, il a essayé la musique radiophonique, frappé l'un contre l'autre deux démonte-pneus et même utilisé un sifflet ultrasonique pour chiens, ceci sans provoquer d'extinction. Par contre des larves situées sur une table de laboratoire n'ont pas tardé á s'éteindre à la suite d'un choc accidentel. Pour lui, si les larves sont bien alarmées par les vibrations, elles sont incapables de s'éteindre immédiatement. L'effet d'extinction est dû au fait qu'en quelques secondes une larve effrayée peut se retirer dans son anfractuosité refuge, où son organe lumineux est ainsi dissimulé á la vue. Les notes de PERKINS (1935) sur *A. (Campara) flava* vont dans le sens de GATENBY. RICHARDS (1960, 1964) ne commente pas ce point et se borne à dire que les lumiéres vives et le bruit « dérangent » les larves. L'extinction immédiate traditionnellement admise demande donc á être confirmée.

La larve prête á se nymphoser dégage des filaments-pêcheurs un cercle de 7 á 10 cm de diamètre, qu'elle entoure d'une rangée de fila-

Source : MNHN, Paris

ments d'environ 5 cm de long ; je croirais volontiers que cette longueur correspond au maximum qui puisse être sécrété en une seule fois. La larve en voie de nymphose est accrochée à la voûte par un filament suspenseur formé par la piste centrale, sectionnée d'un côté, et de tout ou partie de ses filaments de soutien (GATENBY ne croit pas à cette interprétation mais pense que le fil de nymphose est sécrété spécialement). Ce filament suspenseur est aussi long que la nymphe elle-même et élargi en triangle á l'apex, qui s'insère sur la notothèque. La nymphose dure 24 heures. Les nymphes mâles et femelles sont lumineuses, aussi brillantes que les larves, mais s'allument beaucoup moins fréquemment. La période nymphale est de 12 ou 13 jours. La luminosité de la nymphe femelle est plus prononcée pendant sa dernière période de développement, au cours de laquelle elle s'illumine si on la touche, par exemple avec un brin d'herbe. Ainsi fait-elle lorsqu'un mâle se pose sur elle. Il est fréquent de voir á Waitomo plusieurs mâles posés sur la même nymphe femelle, attendant son éclosion. Celle-ci s'accomplit en une heure ou plus et s'accompagne souvent d'une vive luminosité. Il n'y a pas de doute qu'il s'agit d'un signal sexuel. La sortie partielle de l'adulte provoque le renversement de l'exuvie nymphale sur son filament suspenseur ; l'éclosion se termine donc tête en bas.

Á Waitomo, l'accouplement se fait le plus souvent aussitôt l'éclosion. Si plusieurs mâles sont sur la même femelle venant d'éclore, une bataille a lieu qui peut durer plusieurs heures. RICHARDS a observé un comportement sexuel combinant signaux lumineux et vols chez une femelle n'ayant pas été immédiatement fécondée. La position d'accouplement est d'abord, et le plus longtemps, côte à côte, puis il y a renversement du mâle, les deux insectes se tenant l'abdomen de l'un dans le prolongement de celui de l'autre. Mâles et femelles sont lumineux, l'organe en cause se trouvant à l'extrémité de l'abdomen (rien n'a été publié sur sa nature). Les imagos n'émettent que par intermittence. La luminosité de la femelle est plus vive, et plus étendue, que celle du mâle ; elle cesse en général après la fécondation. Les femelles vivent de 24 á 76 heures et ne s'accouplent qu'une fois. Les mâles vivent jusqu'à quatre jours et s'accouplent aussi souvent qu'ils en ont l'occasion. Á Waitomo, RICHARDS a parfois observé des femelles en train de voler en émettant de la lumière, mais d'après elle ce phénoméne semble demeurer exceptionnel.

Le cycle d'*A. luminosa* est continu à Waitomo, mais l'on constate une plus grande abondance de larves d'octobre á février. D'avril à juillet, il y a davantage de nymphes, d'imagos, d'œufs et de jeunes larves. Le spectacle est donc plus pauvre durant l'hiver austral. Toujours á Waitomo, les prédateurs du Ver luisant sont deux espèces d'Opilions dont l'une, *Hendea myersi* Forster, s'attaque aux larves, et l'autre, *Megalopsalis tumida* Forster, s'attaque aux adultes. Un Hyménoptére Diapriidae, *Betyla fulva* Cameron, parasite les nymphes (HUDSON, 1892a, b ; NAUMANN, 1982). Un champignon du genre *Beauveria* parasite également l'espéce.

Devant un comportement si complexe et si différent de celui des Bolitophilidae, auxquels il croyait qu'appartenait *A. luminosa*, GOLDSCHMIDT (1948) a reconnu cette espèce comme l'un des meilleurs exemples de sa théorie des macromutations. Les larves de *Bolitophila*, mycophages, ne tissant pas de toile (sauf pour la nymphose), vivant dans des galeries creusées dans des carpophores, et étant dépourvues de luminosité, il lui semblait que le tissage de la toile, la luminosité et la prédation avaient dû apparaître brusquement et simultanément dans le genre *Arachnocampa*. Le fait qu'Edwards avait classé les *Arachnocampa* dans les Keroplatidae, et non les Bolitophilidae, dés 1934 (EDWARDS, 1934b) avait échappé á GOLDSCHMIDT [18]. Une meilleure connaissance de la littérature a d'ailleurs conduit plus tard GOLDSCHMIDT (1951) à changer d'avis sur les macromutations d'*A. luminosa*. Lui-même, MAYR (1960) et JACKSON (1974) ont souligné que chacun des trois caractéres, prédation, toile et luminosité, existant chez d'autres Mycetophiloidea, la complexité atteinte par le Ver luisant de Nouvelle-Zélande pouvait s'expliquer par une série de micromutations. Notons toutefois que MAYR ignorait le second article de GOLDSCHMIDT, et JACKSON une bonne partie de la littérature concernant les Keroplatidae, notamment le travail d'EDWARDS sur le

18. Ce qui est incidemment un bon exemple des conclusions erronées que peut atteindre un biologiste s'il ne se tient pas au courant des progrés de la systématique.

Source : MNHN, Paris

placement d'*Arachnocampa* dans les Keroplatidae, qu'il attribue à HARRISON (1961), ainsi que ceux de LANE & STÜRM (1958) et STÜRM (1973) sur *Neoditomyia*, genre auquel appartient sans nul doute son propre « *Orfelia* » *aerospicator* (MATILE, 1977b).

Les travaux de SHIMOMURA, JOHNSON & HANEDA (1966), LEE (1976) et GREEN (1979a) ont montré que chez *A. luminosa* (et *richardsae*), la luminosité était probablement comparable à celle des Lampyridae, où la réaction se fait par action de l'ATP sur la luciférine, en présence de luciférase et de magnésium, la production de lumière étant le résultat de l'oxydation. Cependant, l'action de l'ATP n'a pas été définitivement prouvée *in vivo*, tandis que l'on a de bonnes raisons de penser que la structure chimique de la luciférine et de l'oxyluciférine d'*Arachnocampa* n'est probablement pas la même que celle des Lucioles (LEE, 1976). Le facteur inhibiteur de la luminescence n'a pas encore été identifié.

Rappelons que beaucoup des contradictions relevées plus haut au sujet du comportement d'*A. luminosa* peuvent être attribuées d'une part à des différences de comportement entre larves épigées et cavernicoles, d'autre part à des différences entre larves captives et en liberté. Pratiquement rien n'est connu de la biologie d'*A. tasmaniensis* ; d'après FERGUSON (1925), elle doit être très similaire à celle d'*A. luminosa*.

Répartition. — Région australasienne (Nouvelle-Zélande, Tasmanie).

Matériel examiné. — L'espèce-type.

SOUS-GENRE CAMPARA HARRISON

Campara Harrison, 1966 : 880. Espèce-type : *Arachnocampa* (*Campara*) *richardsae* Harrison, 1966, par désignation originale.

Je n'ai pu examiner qu'un mâle de l'espèce-type de ce sous-genre. D'après HARRISON, les deux espèces qu'il renferme sont fort voisines et se distinguent surtout par la coloration, *A. richardsae* étant brun mêlé de brun sombre et *A. flava* jaune brillant et brun clair. Faute d'exemplaires de comparaison, il est difficile de déterminer, parmi les différences observées entre *A. luminosa* et *A. richardsae*, lesquelles sont de signification supraspécifique. Les caractères suivants le seront sans doute :

Tête (fig. 250-251). — Calus ocellaire moins prononcé que chez *Arachnocampa s. str.* ; sclérite médiocellaire plus étroit.

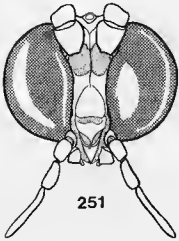
Thorax entièrement dépourvu de soies acrosticales. *Ailes* (fig. 252) : sclérite du cuilleron moins nettement délimité mais plus étendu. Nervure R5 moins sinueuse. Bien entendu, la position des transverses tb et mcu après la transverse antérieure est diagnostique du sous-genre. *Pattes* : éperon I très réduit, atteignant le tiers seulement de la largeur apicale du tibia ; crypte sensorielle apicale plus grande que chez *A. luminosa*. Éperons II-III pas plus longs que la largeur apicale des tibias. Toutes les griffes subégales.

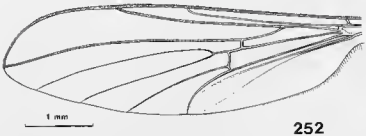
Genitalia mâles (fig. 253-254). — Sternite IX beaucoup plus distinctement séparé des gonocoxopodites par une aire membraneuse triangulaire aplatie. Une plaque sagittale dorsale sur le proctigère : ovale allongée et portant deux longues soies divergentes. Phallosome plus court, ne dépassant pratiquement pas la marge apicale du synsclérite gonocoxal.

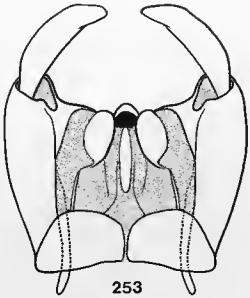
Les femelles et les larves des deux espèces du sous-genre sont connues mais n'ont pas été décrites de manière satisfaisante. Selon GATENBY (1960a), les larves d'*Arachnocampa* de Nouvelle-Galles du Sud (il s'agit d'*A. richardsae*, alors non nommé faute d'imagos) sont beaucoup plus colorées que celles d'*A. luminosa*. Alors que chez ces dernières le corps gras est jaune grisâtre, il va du « vert améthyste vif » au vert grisâtre chez *A. richardsae* ; les tubes de Malpighi sont rose grisâtre ou brunâtre au lieu de rose pur, etc. Dans l'ensemble, les larves d'*A. richardsae* sont plus fortement colorées, et leur segmentation est mieux marquée.

Biologie. — D'après GATENBY (1960a), les larves d'*A. richardsae* construisent des toiles de même type que celles d'*A. luminosa* et ont le même comportement. Les deux espèces de *Campara* sont communes ; elles vivent dans les tunnels et les grottes, ainsi qu'en milieu épigé, dans des endroits obscurs. Rien n'a été publié sur le comportement d'*A. flava* en dehors des quelques

Source : MNHN, Paris







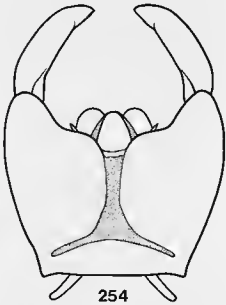


FIG. 250-254. — *Arachnocampa (Campara) richardsae* Harr. : 250, tête, vue dorsale ; 251, d°, vue frontale ; 252, aile, face dorsale ; 253, hypopyge mâle, vue dorsale ; 254, d°, vue ventrale.

lignes qui lui sont consacrées par PERKINS (1935), l'inventeur de cette espèce :

« Des milliers de ces insectes ont été trouvés dans les parties les plus sombres de la grotte et, jusqu'à ce qu'ils soient dérangés, fournirent un spectacle saisissant... Ils ont été trouvés associés à des fils gluants fixés au plafond de la grotte, plus particulièrement dans les régions les plus sombres, mais aussi près de l'entrée, où il faisait relativement clair. S'ils étaient dérangés, ils se déplaçaient le long des fils et pénètraient dans des crevasses de la roche, d'où il était très difficile de les extraire... Un couple d'adultes du « Ver-luisant » a été pris sur la paroi de la grotte... ».

La bioluminescence d'*A. richardsae* a été étudiée par LEE (1976) (*cf. ante*).

Répartition. — Région australasienne (Australie).

Matériel examiné. — L'espèce-type (mâle seulement).

Source : MNHN, Paris

SOUS-FAMILLE DES MACROCERINAE

INTRODUCTION

Bien que le nom de Macrocerinae soit attribué par JOHANNSEN (1909) à WINNERTZ (1863), c'est en réalité RONDANI (1856) qui a eu le mérite de reconnaître ce groupe comme un taxon de valeur supragénérique, le *Stirps Macrocerina*, distinct des *Keroplatina* (*cf.* MATILE, 1981 a). Les *Macrocerina* de RONDANI comprenaient les genres *Macrocera* Meigen et *Bolitophila* Meigen. Ce n'est que plus tard que WINNERTZ, dont la belle monographie des Mycetophiloidea (1863) peut être considérée comme le premier ouvrage moderne sur le groupe, sépare les *Macrocerina* de RONDANI en deux sous-familles monotypiques, Bolitophilinae et Macrocerinae. WINNERTZ abandonne pour ce faire la notion d'ocelles alignés ou disposés en triangle utilisée pour séparer *Macrocera* de *Bolitophila* par MEIGEN (1818). Il distingue les deux taxa par la présence de la fusion radiomédiane (Macrocerinae) ou son absence (Bolitophilinae). Les Keroplatinae de WINNERTZ possèdent une fusion radiomédiane comme les Macrocerinae, mais ces derniers s'en distinguent par leurs très longues antennes.

Dans le *Genera Insectorum*, JOHANSEN (1909) conserve les divisions de WINNERTZ. Avec d'extrêmes réserves, il ajoute cependant aux Macrocerinae le fossile crétacé (Purbeckien) *Sama* Giebel, 1856, sur la seule base de ses antennes démesurées. En fait, l'auteur américain n'est même pas sûr qu'il s'agisse vraiment là d'un Mycetophiloidea. Je n'ai pu m'en procurer la description originale mais d'après les éléments qu'en donne JOHANNSEN, il est en tout cas bien peu probable que *Sama rustica* (Brodie, 1845), la seule espèce du genre, soit un Keroplatidae, en tout cas pas un Macrocerinae, du fait que les pattes sont très courtes et les ailes très étroites.

WINNERTZ et JOHANNSEN, auteurs des deux principales monographies sur les Mycetophiloidea, ont été unanimement suivis jusqu'au début de ce siècle. À partir de 1913, cependant, la plus grande confusion va s'installer en ce qui concerne le rang à attribuer à *Macrocera* et aux genres qui lui sont apparentés. C'est cette année-là, en effet, qu'EDWARDS (1913 b), dans sa première étude sur les Mycetophilidae de Grande-Bretagne, inclut sans commentaire les *Macrocera* dans les Keroplatinae, abandonnant la sous-famille des Macrocerinae [19].

La même année, DE MEIJERE décrit le genre *Chiasmoneura* pour une espèce inédite de Java, *Ch. anthracina*, et SPEISER établit son genre *Promacrocera* pour *P. interrogationis*, espèce nouvelle du Cameroun. MEUNIER, qui avait suivi la classification de WINNERTZ dans sa « Monographie des Mycetophilidae de l'ambre de la Baltique » (1904) découvre en 1917 le genre oligocène *Archaeomacrocera*, qu'il classe près de *Macrocera*.

Dans sa fondamentale révision générique des Mycetophiloidea, qui est la dernière en date même à ce jour, EDWARDS (1925) revient sur sa position de 1913 et rétablit les Macrocerinae en tant que sous-famille. Pour lui, l'allongement des antennes est d'importance secondaire, mais il existe d'autres caractères pour définir le groupe. Ce sont notamment la présence de sillons occipitaux de part et d'autre des ocelles latéraux, l'existence de soies anépisternales, la pubescence des pattes, longue mais dépourvue de macrochètes différenciés, la présence d'un peigne tibial antérieur, l'absence de peignes postérieurs et le développement des pulvilles. EDWARDS met *Promacrocera* en synonymie avec *Macrocera*, puisque ce genre est fondé sur un caractère variable au sein du groupe (base de la médiane complète). Par contre, il est le premier à placer les *Chiasmoneura* dans les Macrocerinae. En effet BRUNETTI, dans son Catalogue des Diptères de la Région orientale (1920), les avait inclus dans les Diadocidiinae, selon l'une des trois hypothèses émises par DE MEIJERE dans sa description originale. En 1927, EDWARDS (*in* TONNOIR & EDWARDS) décrit le genre *Paramacrocera* de Nouvelle-Zélande. Il le réfère aux Macrocerinae en raison de la présence d'un peigne tibial

19. Ce n'est qu'en 1925 qu'il expliquera que c'était en raison de la grande similitude de la nervation alaire.

Source : MNHN, Paris

antérieur, de pulvilles, de macrotriches couvrant toute la membrane alaire, et de l'absence de macrochètes tibiaux. Ce genre sera signalé plus tard par FREEMAN (1951) de la sous-région chilienne.

Probablement inspiré par le fait qu'un *Chiasmoneura* qu'il venait de décrire (*Ch. cyclophora* Edw., 1929 a) était dépourvu de soies anépisternales et sachant par ailleurs grâce à MALLOCH (1928) que ces soies existent chez certains genres de Keroplatinae, EDWARDS (1929 c) abandonne ce caractère dans la diagnose des Macrocerinae. Il souligne que la meilleure distinction entre Macrocerinae et Keroplatinae est probablement le fait que chez les premiers les deux éperons tibiaux postérieurs sont toujours courts et subégaux, tandis que chez les seconds l'un des éperons au moins est toujours plus long que le diamètre apical du tibia. Toujours en 1929 (1929 b), il redécrit le genre *Burmacrocera* Cockerell, connu de l'ambre de Birmanie (COCKERELL, 1917) et retrouvé dans la faune actuelle de Sri Lanka par SENIOR-WHITE (1922). Il suggère qu'il s'agit d'un intermédiaire entre *Macrocera* et *Platyura* (au sens d'alors, c'est-à-dire *Orfelia* Costa). Ce n'est qu'en 1941, qu'il explique, dans son article posthume sur les Mycetophiloidea (Sciaridae exclus) de Grande-Bretagne, que grâce au travail de MANSBRIDGE (1933) sur la morphologie et la biologie des larves de Keroplatinae, on sait que les différences entre larves de *Macrocera* et de *Keroplatus* sont peu importances, tandis que celles qui existent entre les imagos sont faibles et comblées par des genres exotiques ; il supprime donc la sous-famille des Macrocerinae (EDWARDS, 1941 a).

En 1938, le paléontologiste ARMBRUSTER fait connaître du Miocène supérieur européen un genre *Promacrocera*, homonyme de celui de SPEISER et, fondé sur le même caractère, mis ici également en synonymie avec lui.

C'est en 1948 qu'est décrit un nouveau proche parent des *Macrocera, Fenderomyia* Shaw, qui diffère d'eux par la base de la médiane distincte, la costale largement prolongée après R5, et surtout l'interruption ventrale du mésépimère, corrélative à une compression considérable du thorax (SHAW, 1948 a ; *cf.* fig. 1015, p. 377). Cette même année est marquée par l'étude d'un nouvel ensemble de caractères chez les Mycetophiloidea, ceux que fournissent les sclérites pleuraux des imagos (SHAW, 1948 b). SHAW, examinant les pleures de *Macrocera*, conclut que ce genre est plus ou moins intermédiaire entre *Palaeoplatyura* Meunier et *Orfelia* Costa (*Platyura auct.*), tandis qu'il est relativement éloigné de *Platyura* Meigen (*Apemon* Johannsen, *auct.*). Pour lui *Fenderomyia*, bien que plus primitif par sa nervation alaire, est plus dérivé par sa structure thoracique. Le même travail est approfondi par la suite avec la collaboration de M. M. SHAW (SHAW & SHAW, 1951). Ces deux auteurs abandonnent les Macrocerinae en tant que sous-famille, *Macrocera* et *Fenderomyia* étant incorporés aux Keroplatinae.

C'est aussi la position de COHER (1963), qui met cependant *Fenderomyia* en synonymie avec *Macrocera*, ce genre étant principalement établi sur une anomalie *post mortem* du thorax ayant entraîné sa déformation (voir p. 377). D'après COHER, les autres caractères diagnostiques de SHAW n'ont pas grande importance, et notamment la présence de la base de la médiane, qui existe aussi chez de nombreux *Macrocera*. Pour mettre les Macrocerinae en synonymie ave les Keroplatinae, COHER s'appuie sur tous les arguments énumérés dans la littérature et y ajoute la présence d'acide oxalique dans les toiles larvaires des *Macrocera* comme chez d'autres Keroplatinae. Sans reconnaître le taxon Macrocerinae, COHER énumère cependant les genres apparentés à *Macrocera* : *Burmacrocera, Chiasmoneura* et *Paramacrocera*. Il suggère la mise en synonymie d'*Archaeomacrocera* avec *Macrocera* mais s'abstient de le faire formellement, n'ayant pas vu le type du genre.

On constate donc qu'au début de la deuxième moitié de ce siècle, la position de *Macrocera* et des genres apparentés n'est toujours pas réglée, peut-être en raison des revirements successifs d'EDWARDS, entomologiste qui a marqué profondément tous les spécialistes de Diptères Nématocères par l'étendue de ses connaissances et la qualité de ses travaux. La plupart des auteurs anglophones et quelques autres suivent son travail de 1941 et placent *Macrocera* et ses voisins dans les Keroplatinae, sans leur y donner un rang défini. Au contraire, la grande majorité des autres les reconnaissent comme tribu, sous-famille, ou même famille, distincte. Il n'est pas question de citer ici tous les auteurs de faunes, catalogues et notes diverses ayant choisi l'une ou l'autre de ces positions, mais je mentionnerai pour la première LANE (1950 a, b), FREEMAN

Source : MNHN, Paris

(1951), LAFFOON (1965) et VOCKEROTH (1981), et pour la seconde HENNIG (1954), ROHDENDORF (1961), STACKELBERG (1969 b), PAPAVERO (1978) et HUTSON, ACKLAND & KIDD (1980). Dans son important travail de 1973, HENNIG revient toutefois sur sa classification de 1954 et inclut dans les Keroplatidae les Macrocerinae et les Lygistorrhininae, auxquels il avait auparavant donné rang familial.

Il semble évident cependant que tous ces diptéristes ont ressenti que Macroceridae, Macrocerinae ou groupe *Macrocera* représentaient une entité proche sans doute, mais quelque peu à part des autres Keroplatidae. C'est ainsi que j'ai été amené à prendre en 1973 une position intermédiaire en divisant les Keroplatinae en deux tribus, *Macrocerini* et *Keroplatini*, tout en signalant d'ailleurs que cette dernière était probablement polyphylétique (MATILE, 1973 a). J'insistais dans cet article sur l'importance dans la définition des *Macrocerini* des « sutures occipitales » d'EDWARDS, qui délimitaient ce que je nommais un phragme occipital (sclérite cérébral du présent travail). J'en donnais pour la première fois des schèmas, pour les genres *Chiasmoneura* et *Chiasmoneurella*. Il me semblait en effet que ce caractère exceptionnel, auquel s'ajoutaient ceux déjà signalés dans la littérature, devait se traduire dans la classification supragénérique. Je ne référais aux *Macrocerini* que les genres *Macrocera*, *Chiasmoneura* et *Chiasmoneurella*, faute d'avoir pu étudier en détail la structure céphalique de *Paramacrocera* et *Burmacrocera*.

Trois nouveaux genres ont ensuite été décrits et classés dans les *Macrocerini* en raison de l'existence chez eux d'un sclérite cérébral : le fossile de l'ambre balte *Kelneria* (MATILE, 1979 a), le genre comorien *Angazidzia* (MATILE, 1979 b) et le genre nord-américain *Robsonomyia* (MATILE & VOCKEROTH, 1980). J'ai fait connaître l'existence d'un sclérite cérébral chez *Hesperodes* Coquillett et l'ai classé dans les Macrocerinae, à l'encontre des opinions de JOHANNSEN (1909) et FISHER (1941), tout en établissant sa synonymie avec le genre fossile *Archaeomacrocera* Meunier, de l'ambre de la Baltique (MATILE, 1980 a). Par la suite, j'ai redéfini le groupe en limitant ses caractères distinctifs à l'existence du sclérite cérébral et à l'absence de peignes tibiaux II-III, les autres caractères mentionnés dans la littérature s'étant révélés variables. J'ai montré que le genre *Schlueterimyia*, fossile inédit du Crétacé moyen de France, devait se ranger dans ce groupe et, me fondant principalement sur l'âge absolu, j'ai proposé de l'élever au rang de sous-famille (MATILE, 1981 a). La boucle était ainsi bouclée, qui ramenait sur d'autres bases aux Macrocerinae de RONDANI et de WINNERTZ.

L'examen de plusieurs espèces du genre *Paramacrocera* m'a permis, contrairement aux observations d'EDWARDS (*in* TONNOIR & EDWARDS, 1927) et de FREEMAN (1951), d'établir la présence chez elles d'un sclérite cérébral, mais qui est incomplet. Elles trouvent donc place dans les Macrocerinae, où elles sont proches du groupe *Chiasmoneurella* (MATILE, 1981 a ; MATILE & GOUJET, 1981).

Dès 1982, lors du Cent-cinquantenaire de la Société entomologique de France, j'ai eu l'occasion d'exprimer dans une communication ma conception de ces Macrocerinae (MATILE, 1984 a). Cette sous-famille comprenait, outre le genre nominatif, *Angazidzia* Mat., *Chiasmoneura* de Meij., *Chiasmoneurella* Mat., *Hesperodes* Coq., *Kelneria* Mat., *Paramacrocera* Edw., *Robsonomyia* Mat. & Vock. et *Schlueterimyia* Mat., ainsi que deux genres inédits, l'un néotropical, l'autre oriental. Je proposais dans cette communication de séparer les Macrocerinae en deux tribus. La première, composée de *Robsonomyia*, *Kelneria* et du genre oriental, était caractérisée par l'aire membraneuse séparant le sclérite cérébral de la région frontale de la tête. La deuxième, comprenant tous les autres genres sauf *Schlueterimyia*, était basée sur le développement des peignes tibiaux antérieurs. Quelques autres synapomorphies venaient appuyer cette séparation (*cf.* clé des tribus) et seront discutées dans la Partie phylogénétique de cette monographie. *Schlueterimyia*, dont le type unique est fragmentaire, sera considéré comme un plésion ne pouvant entrer dans cette classification. Celle-ci s'appuyant à l'époque sur des données en partie non publiées, je m'abstenais alors de nommer formellement les deux tribus.

Je le fais ici en proposant la tribu émendée des *Macrocerini* et la tribu nouvelle des *Robsonomyiini*. Le genre néotropical *Vockerothia* n. gen., du Pérou, appartient à la première, les genres orientaux, *Srilankana* n. gen., de Sri Lanka, et *Micrepimera* n. gen., de l'Ile Christmas (Océan Indien), font partie de la seconde. *Burmacrocera* Cock., considéré par COHER (1963) comme allié

Source : MNHN, Paris

aux *Macrocera*, et dont j'ai pu étudier l'espèce-type, se classe dans les Keroplatinae de la tribu des *Orfeliini*. De plus, *Paramacrocera* est ici divisé en deux sous-genres, *Paramacrocera s. str.* et *Freemaniola*. Les noms de ces taxa se trouvent dans ma thèse de 1986, mais je rappelle qu'ils ne peuvent être considérés comme publiés au sens du Code international de Nomenclature zoologique.

Enfin j'ai été amené à diviser les *Chiasmoneura* en trois sous-genres (figurant également dans ma thèse), *Chiasmoneura s. str.*, *Prochiasmoneura* et *Synesostyla*, lors de la description d'une espèce inédite de Côte d'Ivoire, *Ch. pulchella* (MATILE, 1988 a). COHER (1988) a décrit depuis le genre *Laneocera*, qu'il classe auprès de *Macrocera* : il s'agit en fait d'un synonyme de *Chiasmoneura* de Meijere [20].

CLÉS DES TRIBUS, GENRES ET SOUS-GENRES

Clé des tribus

Sclérite cérébral non séparé du reste de la capsule céphalique par une zone membraneuse (*cf.* fig. 256-257), parfois même incomplet (fig. 371, 382). Cellule basale grande, R1 dépassant la moitié de la longueur de l'aile (*cf.* fig. 259). Thorax : suture médiopleurale sinueuse et plus ou moins fortement oblique, métépisterne plus large que haut (*cf.* fig. 23). Peignes tibiaux antérieurs bien développés (fig. 48). Mâle : distiphallus membraneux (fig. 78) ..... ***Macrocerini*** Winn. **emend.**

Sclérite cérébral séparé du reste de la capsule céphalique par une zone membraneuse plus ou moins étendue (fig. 398, 412-413, 419-421, 427). Cellule basale petite, R1 n'atteignant pas le niveau du milieu de l'aile (fig. 401, 416, 423, 429). Thorax : suture médiopleurale subrectiligne et subverticale, métépisterne plus haut que large (fig. 415, 422, 428). Peignes tibiaux antérieurs réduits ou absents. Mâles : distiphallus sclérifié (fig. 404, 417, 424, 431) .... ***Robsonomyiini*** **n. trib.**

Clé des genres et sous-genres

1. — À la fois des éperons allongés, des macrochètes tibiaux (fig. 434), de longues soies scutellaires et des pulvilles bien développées (fossile du Crétacé) ..... ***Schlueterimyia*** Mat.
   — Sans tous ces caractères ensemble **2**
2. — Pas d'ocelles (fig. 330, 390, 426) **3**
   — Des ocelles **5**
3. — Microchètes tibiaux disposés en rangées régulières ***Srilankana*** n. gen.
   — Microchètes tibiaux irrégulièrement disposés **4**
4. — Front normal, cérébral complet (fig. 329-330). Insecte à pilosité rase et serrée sur tout le corps. Éperons plus longs que la largeur apicale des tibias (actuel et fossile de l'Oligocène) ..... ***Hesperodes*** Coq.

20. La publication de COHER fait état d'un taxon *Chiasmoneurini*, comprenant *Chiasmoneura*, *Chiasmoneurella* et *Laneocera*. L'érection de cette tribu me paraît prématurée (*cf.* p. 493).

Source : MNHN, Paris

— Front extrêmement bien développé, envahissant le vertex ; cérébral incomplet en avant (fig. 390-392). Pilosité du corps normale. Eperons pas plus longs que la largeur apicale des tibias .... ***Vockerothia*** n. gen.

5. — Mésépimère réduit à un petit sclérite arrondi ne dépassant pas le bord ventral de l'anépisterne (fig. 415). Tibias II-III dépourvus d'éperons ..... ***Micrepimera*** n. gen.

— Mésépimère prolongé jusqu'au bord ventral de la pleure (*cf.* fig. 258). Tibias II-III avec des éperons **6**

6. — Sous-costale très courte, se terminant sur la radiale (fig. 423). Des macrochètes tibiaux ..... ***Robsonomyia*** Mat. & Vock.

— Sous-costale longue ou courte, mais ne se terminant jamais sur la radiale. Pas de macrochètes tibiaux **7**

7. — Eperons tibiaux postérieurs au moins doubles de la largeur apicale des tibias **8**

— Eperons tibiaux postérieurs subégaux à la largeur apicale des tibias ou plus courts **10**

8. — Les six premiers flagellomères antennaires bien plus longs que larges (fig. 400). Cérébral complet (fig. 399). Mâle : tergite IX profondément encoché à l'apex (fig. 403, 405-409) (fossile de l'Oligocène) ..... ***Kelneria*** Mat.

— Seul le premier flagellomère bien plus long que large, les articles suivants au plus deux fois plus longs que larges. Cérébral incomplet (fig. 371, 382). Mâle : tergite IX non encoché à l'apex, mais portant des processus basaux (fig. 375, 386) (***Paramacrocera*** Edwards) ... **9**

9. — Membrane alaire avec des macrotriches. Anale effacée largement avant la marge (fig. 374). Scutellum avec au moins une paire de longues soies subdiscales ..... ***Paramacrocera s. str.***

— Membrane alaire sans macrotriches. Anale complète (fig. 385). Scutellum ne portant que de courtes soies submarginales .... ***P. (Freemaniola*** n. subg.)

10. — M4 au plus affaiblie à la base (fig. 33). Palpomères 3-4 bien plus longs que larges (fig. 6-7). Pulvilles grandes (fig. 50). Antennes du mâle (souvent aussi de la femelle) au moins aussi longues que le corps (actuel et fossile de l'Oligocène) ..... ***Macrocera*** Meig.

— M4 largement interrompue à la base (*cf.* fig. 259, 268). Palpomères 3-4 monoliformes ou au plus deux fois plus longs que larges (*cf.* fig. 255, 257, 265-266). Pulvilles pas plus longues que les griffes. Antennes mâles au plus un peu plus longues que le corps **11**

11. — R4 présente (fig. 326). Scutellum avec des soies. Mâle : gonocoxopodites bien plus larges que les segments prégénitaux, formant dorsalement deux bras creux largement divergents (fig. 327-328) ..... ***Chiasmoneurella*** Mat.

— R4 absente (fig. 268). Scutellum dénudé. Mâle : gonocoxopodites peu plus larges que les segments prégénitaux, leur surface dorsale réduite (*cf.* fig. 260-261) **12**

12. — M4 au plus affaiblie à la base (fig. 259). Mâle : tergite IX grand, profondément échancré sur la ligne médiane et prolongé basalement

Source : MNHN, Paris

par deux longs apodèmes (fig. 260) ; gonocoxopodites sans zone membraneuse ventrale, gonostyles trilobés (fig. 261). Femelle : tergite IX entièrement dissimulé sous le VIII (fig. 262-263) .... ***Angazidzia*** Mat.

— M4 plus ou moins largement interrompue à la base (fig. 268, 285, 291-296, 309, 314-316). Mâle : tergite IX plus petit, transverse, non échancré et sans apodème ; gonocoxopodites portant une zone membraneuse ventrale plus ou moins bien développée ; gonostyles simples ou bilobés (fig. 270, 278-280). Femelle : tergite IX bien développé et non replié sous le VIII (fig. 271-273) (***Chiasmoneura*** de Meij.) **13**

13. — Ailes très vivement colorées de brun et de blanc (fig. 274-277) ; pétiole et base de la fourche médiane souvent oblitérés ; anale largement interrompue et fortement anguleuse à l'apex (fig. 268) ..... ***Chiasmoneura*** *s. str.*

— Ailes à taches sombres moins fortes et zones blanches plus diffuses ; seule la base de M oblitérée ; anale complète ou prolongée presque jusqu'à la marge, non anguleuse à l'apex (fig. 285, 291-296, 309, 314-316) **14**

14. — Sclérite cérébral aussi long que large (fig. 283), entièrement dénudé. Hanches III avec de nombreuses soies externes. Mâle : gonostyles bidentés ; sternite IX non visible ; zone membraneuse des gonocoxopodites simple (fig. 287, 300, 302-305). Femelle : tergite IX en partie membraneux (fig. 288-290)..... ***Ch.*** (***Prochiasmoneura*** Mat.)

— Sclérite cérébral plus long que large (fig. 306), portant des macrochètes. Hanches III avec une seule soie externe apicale. Mâle : gonostyles profondément bilobés (fig. 311, 317-320) ; sternite IX visible ; zone membraneuse des gonocoxopodites bordée basalement par une profonde dépression, apicalement par une paire de processus. Femelle : tergite IX entier (fig. 312-313) .... ***Ch.*** (***Synesostyla*** Mat.)

DESCRIPTION DES GENRES DE MACROCERINI

Genre Angazidzia Matile

Angazidzia Matile, 1979 b : 260. Espèce-type : *Macrocera insolita* Matile, 1972 a, par désignation originale.

Lors de la description originale de *Macrorera insolita*, de Madagascar et de la Grande Comore, je notais que la structure des pièces génitales mâles de cette espèce, la brièveté des tarses antérieurs et quelques autres caractères la mettaient très nettement à part des autres espèces de *Macrocera* et justifieraient sans doute la création d'un nouveau genre (Matile, 1972 a). Bénéficiant d'une meilleure compréhension de l'ensemble des Marcocerinae, c'est ce que j'ai été amené à faire en 1979. Je séparais le nouveau genre *Angazidzia* par les caractères suivants : palpes courts et monoliformes, sc2 absente, R5 courte, protarse I égal à la moitié de la longueur du tibia. Genitalia mâles : tergite VII en partie télescopé dans le VI. Gonocoxopodites avec une profonde dépression sagittale ; gonostyles divisés en trois lobes. On trouvera ci-dessous une description plus complète que la diagnose originale du genre.

♂♀. — *Tête* (fig. 255-257) un peu plus large

Source : MNHN, Paris

que haute. Yeux grands, occupant environ les deux tiers de la face latérale de la tête, non distinctement échancrés au-dessus des antennes, pilosité de longueur moyenne. Trois ocelles, le médian de même taille que les externes. Sclérite cérébral finement villeux, avec un groupe de soies plus longues en arrière de chaque ocelle latéral. Sclérite grossièrement pentagonal, plus long que large, un peu rétréci en arrière. Antennes filiformes, de 2+14 articles, subégales á la longueur du corps chez la femelle (brisées sur le seul mâle connu). Scape grand, portant une rangée de longues soies ventrales ; pédicelle beaucoup plus petit, globuleux. Flagellomères cylindriques, bien plus longs que larges, les articles I à 5 portant de forts macrochètes ventraux alternant en deux rangées plus ou moins régulières. Flagellomères suivants á macrochètes indistincts de la villosité, qui est plus longue que la largeur d'un article, surtout ventralement. Front large, dénudé, sillon médian indistinct. Face en étroite bande transversale dénudée ; clypéus saillant, cilié, plus large que long. Trompe normale. Palpes courts, de 1+4 articles, le premier palpomère plus long que large, les suivants courts, monoliformes.

Thorax (fig. 258) assez fortement arqué. Prothorax normal, prosternum dénudé. Angle postéroventral du proépimère situé peu au-dessous de la suture anapleurale. Scutum nu en dehors des longues soies marginales, des humérales et des dorsocentrales, ces dernières unisériées. Scutellum petit, trapézoïdal á marges et angles arrondis, entiérement dépourvu de soies ou de cils. Médiotergite haut, dénudé, dépassant légérement l'apex du scutellum en arriére. Aire membraneuse sous-scutellaire linéaire, difficilement visible. Pas de soies scabellaires. Pleures dénudées, sauf la propleure et l'anépisterne, ce dernier portant quelques soies dorsales. Latérotergite petit, peu saillant, son grand axe oblique. Pas de fissure anépisternale. Suture médiopleurale subrectiligne, une fosse médiopleurale nette. Mésépimére fortement rétréci ventralement dés le niveau du katépisterne mésothoracique. Métépisterne plus long que haut.

Pattes : hanches antérieures beaucoup plus longues que les médianes et les postérieures, ces dernières subégales (fig. 258). Face antérieure des hanches I portant de longues soies, quelques-unes indistinctement implantées à la marge de la face externe ; un groupe de soies postérieures subapicales. Hanches II avec quelques externes subapicales et des postérieures. Hanches III avec un groupe de petites soies á l'angle dorsal postéro-externe et quelques longues postérieures apicales. Fémurs normaux, à courte villosité couchée, les soies ventrales nettement plus longues que les dorsales ; une étroite bande dénudée ventrale. Tibias à longue villosité irrégulièrement disposée, pas de macrochètes. Zone sensorielle du tibia I petite et profonde, le peigne bien développé. Éperons 1 : 2 : 2, petits, ne dépassant pas la largeur apicale des tibias correspondants, les II et les III subégaux. Protarse I égal á la moitié de la longueur du tibia, les II et III plus longs que leurs tibias. Protarses non spinuleux dessous. Griffes courtes, les pulvilles de même taille qu'elles.

Ailes (fig. 259) larges, l'angle anal presque droit. Des macrotriches sur toute la membrane, plus rares dans le champ basal. Costale atteignant pratiquement l'apex de l'aile et dépassant largement l'embouchure de R5. Sous-costale courte, se terminant un peu après la base de Rs ; sc2 absente. R1 courte, mais dépassant le niveau du milieu de l'aile. R4 absente. R4+5 et R5 formant ensemble une courbe réguliére se terminant bien avant l'apex de l'aile. Fourche médiane largement ouverte, le pétiole court. Fusion radiomédiane subpunctiforme. Cellule basale divisée en deux par la trace de M. M4 réduite basalement á l'état de trace, mais son trajet visible. Culb fortement et régulièrement courbée, Cu2 longue mais faible. Anale prolongée jusqu'à la marge. Une trace sclérifiée entre R1 et R5.

Ciliation, face dorsale : apex de Sc et la totalité des autres nervures, sauf Rs et Cu2. Face ventrale : apex de R1, R5, Cu2 et l'anale.

Abdomen relativement large, peu grêle chez le mâle, où sept segments sont visibles avant l'hypopyge, le VIII étant entiérement télescopé dans le VII. Femelle : huit segments visibles avant l'oviposîteur. Mâle : sternite I triangulaire à base antérieure.

Genitalia mâles (fig. 260-261). — Aprés examen plus attentif, la piéce que j'avais interprétée en 1979 comme le sternite IX me paraît plutôt une sclérification secondaire du sternite VIII. Tergite IX grand, profondément échancré en arriére, prolongé basalement par deux minces apodémes reliés par une membrane à la base des gonocoxopodites. Segment anal grand, aussi long que le synsclérite gonocoxal, l'hypoprocte bien développé, sclérifié et cilié sur toute la face

Source : MNHN, Paris

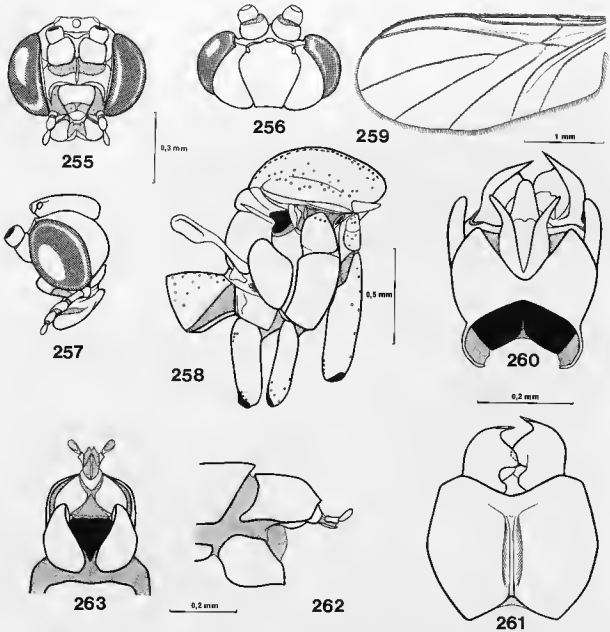


FIG. 255-263. — *Angazidzia insolita* (Mat.) : 255 tête, vue frontale ; 256, d°, vue dorsale ; 257, d°, vue latérale ; 258, thorax, hanches et segment abdominal I, vue latérale ; 259, aile, face dorsale ; 260, hypopyge mâle, face dorsale ; 261, d°, face ventrale ; 262, terminalia femelles, vue latérale ; 263, d°, vue ventrale. Fig. 261 d'après Matile (1979b).

Source : MNHN, Paris

ventrale. Gonocoxopodites fortement développés, aussi hauts que longs, fusionnés en un synsclérite gonoxocal mais cependant séparés par une profonde dépression médiane, la suture distincte. Dorsalement, synsclérite largement ouvert, mais formant un pont distinct autour de la base des gonostyles, les ponts réunis médialement et formant á ce niveau un petit tubercule sclérifié. Gonostyles à large insertion ventrale, concaves dorsalement, la face ventrale divisée en deux lobes et la concavité dorsale portant un troisiéme lobe, interne. Phallosome en grande partie membraneux ; le basiphallus sous forme d'une étroite bandelette en arche, reliée au plancher légérement sclérifié du distiphallus par une mince sclérification latérale.

Genitalia femelles (fig. 262-263). — Tergite VIII bien développé. Tergite IX sclérifié maís divisé en deux ventralement sur la ligne médiane et intégralement recouvert par le VIII. Cerques très petits, biarticulés, le dernier article membraneux ventralement. Plaque postgénitale bien sclérifiée basalement, membraneuse apicalement, sauf sur la ligne médiane où se trouve une mince zone sclérifiée, allongée (il pourrait aussí s'agir d'une sclérification secondaire du proctodeum). Sternite VIII grand, entiérement séparé en deux parties reliées ventralement par une membrane, chaque moitié largement rebordée à la marge interne. Sternite IX en arceau élargi latéralement. Apodème subvaginal en bandelette transverse, prolongée aux angles postérieurs par deux minces bras obliques, progressivement moins sclérifiés, la reliant au sternite IX.

Larve et biologie ínconnues.

Répartition. — Région afrotropicale (sous-région malgache).

Matériel examiné. — L'espèce-type.

Genre Chiasmoneura De Meijere

Chiasmoneura De Meijere, 1913 : 324. Espèce-type : *Chiasmoneura anthracina* De Meijere, 1913, par monotypie.

Laneocera Coher, 1988 : 82, **n. syn.** Espèce-type : *Laneocera magnifica* Coher, 1988, par désignation originale = *Chiasmoneura anthracína* De Meijere, **n. syn.**

Le genre *Chiasmoneura* a été établi par son auteur sur la nervation alaire, notamment l'absence de la transverse rm, l'interruption de M4 á la base et surtout, si l'on en croit le nom générique choisi, sur la manière dont les nervures se croisent dans le champ basal en raison du fait que la fusion radiomédiane est punctíforme (en fait, elle est trés courte sur l'holotype femelle de De Meijere, que j'ai examiné, mais nettement plus longue sur le néallotype mâle désigné plus loin. De Meijere hésitait sur la position systématique à donner á son genre au sein des Mycetophiloidea, d'autant que son exemplaire était endommagé. Tout en penchant pour les Macrocerinae [21], il évoquait aussi la possibilité qu'il appartienne aux Keroplatinae, ou même aux Diadocidiinae.

C'est cette derniére hypothèse qu'adoptera Brunetti (1920) dans son Catalogue des Diptères de la Région orientale. Cette erreur sera rectifiée par Edwards (1925), qui avait vu le type de *Ch. anthracina* et avait noté la structure céphalique et la vestiture tibiale, conformes à sa nouvelle diagnose des Macrocerinae. La découverte d'une deuxiéme espéce, *Ch. cyclophora*, aux Nouvelles-Hébrides (une femelle unique) permettra par la suite à l'éminent spécialiste de préciser les différences entre *Chiasmoneura* et *Macrocera* : absence de soies anépisternales, oblitération de la base de M4, raccourcissement de l'anale, etc. (Edwards, 1929 a).

J'ai faít connaître la présence du genre en région afrotropicale en le classant dans la tribu des *Macrocerini* (Matile, 1973 a) et en donnant une nouvelle diagnose tenant compte de quatre espéces nouvelles du Nigeria (*Ch. bipunctata*) et d'Afrique orientale (*Ch. tripunctata, flavicoxa* et *vittata*). Par la suite j'ai décrit une espèce de l'Archipel des Comores, *Ch. stylata*, et mentionné l'existence d'une autre espèce á la Réu-

21. Sa référence aux Macropezinae (Cecidomyiidae) est un *lapsus calami*.

Source : MNHN, Paris

nion, en signalant qu'elles se classaient toutes deux un peu á part des autres espéces afrotropicales du genre. J'ajoutais que ces espéces se rapprochaient par contre, par certains caractéres, de *Chiasmoneurella* Matile, d'Afrique orientale (MATILE, 1979 b).

Enfin, j'ai divisé récemment le genre en trois sous-genres, *Chiasmoneura s. str.*, *Prochiasmoneura* et *Synesostyla*, á l'occasion de la description d'une espéce inédite de Côte d'Ivoire, *Ch. pulchella* (MATILE, 1988 a). *Laneocera magnifica* Coher est synonyme de *Chiasmoneura anthracina* De Meijere (j'ai pu comparer entre eux les deux holotypes)

Les *Chiasmoneura s. str.*, demeurés longtemps connus par deux holotypes femelles, et uniquement de Java et des Nouvelles-Hébrides, comprennent maintenant quatre espéces. En effet, *Macrocera quinquemaculata*, décrit de Taiwan (SASAKAWA, 1966) se place indubitablement dans ce sous-genre (**n. comb.** ; j'ai identifié un mâle des Philippines, Luzon ; U.S.N.M.), ainsi qu'une espéce inédite d'Australie, *Ch. concinna* n. sp., décrite ci-dessous, en même temps que les néallotypes mâles de *Ch. anthracina* et *cyclophora*. On trouvera également plus loin une clé de détermination de ces quatre espéces. Le sous-genre *Prochiasmoneura* comprend toutes les espéces africaines (j'en ai donné une clé *in* MATILE, 1973 a), deux espéces néo-zélandaises décrites dans le genre *Macrocera*, *Ch. milligani* Tonnoir et *fenestrata* Edwards, ainsi qu'une espéce de l'île Bougainville et une du Queensland, décrites ci-dessous [22]. Le sous-genre *Synesostyla* a été proposé pour trois espéces de la sous-région malgache, *Ch. stylata* Mat. et deux espéces encore inédites, *Ch. marcellae* et *tsacasi*. Des clés seront données pour les espéces de ces deux sous-genres.

SOUS-GENRE CHIASMONEURA S. STR.

♂♀. — *Tête* (fig. 264-266) plus large que haute. Yeux grands, occupant plus des trois quarts de la face latérale de la tête, non échancrés au niveau des antennes ; pilosité trés courte. Sclérite cérébral approximativement hexagonal, entiérement dépourvu de macrochétes. Trois ocelles, le médian aussi grand que les latéraux. Occiput á macrochétes dressés, la rangée postoculaire formée de soies plus longues. Front large et court, un sillon médian bordé par deux bourrelets mousses. Antennes plus longues que le corps, de 2+14 articles. Scape bien développé, large et cylindrique ; pédicelle plus petit, globuleux. Flagelle filiforme, tous les flagellomères bien plus longs que larges, portant de longs macrochétes dorsaux et ventraux ; chez le mâle, les cinq ou six premiers flagellomères plus épais que les suivants. Face mince, en bandelette transversale élargie latéralement. Clypéus plus large que long, saillant, portant des soies dressées. Palpes petits, de 1+4 articles, les trois premiers palpomères á peine plus longs que larges, le dernier plus mince, environ deux fois plus long que large. Trompe trés courte, labelles distinctement bi-articulées.

Thorax (fig. 267) : prothorax petit, fortement réduit sur la ligne médiane, prosternum nu. Angle postérieur du proépimére situé au-dessous de la suture anapleurale. Scutum relativement peu bombé, entiérement dépourvu de macrochétes en dehors des latéraux, ceux-ci d'ailleurs peu développés á l'exception de quelques supra-alaires. Il existe cependant des dorsocentrales réduites á des microchétes couchés, disposés en plusieurs rangées longitudinales irréguliéres, plus grands et uniséries en arriére. Scutellum grand, semi-circulaire, entiérement dénudé. Zone membraneuse sous-scutellaire réduite á une bandelette transversale. Médiotergite peu élevé, dénudé, non saillant en arriére du scutellum. Pas de soies scabellaires. Pleures : anépisterne á peine bombé, portant quelques soies antérodorsales (qui ont échappé á EDWARDS) ; pas de fissure anépisternale dorsale. Reste des pleures nu. Mésépimére rétréci sur les deux tiers ventraux. Suture médiopleurale fortement anguleuse au niveau de la fosse médiopleurale, celle-ci trés nette. Latérotergite saillant, son grand axe légérement oblique. Métépisterne plus large que haut.

Pattes ; hanches I portant de longues soies sur la moitié externe de la face antérieure, cette zone sétifére débordant sur la marge antérieure de la face externe. Deux petites soies préapicales

22. Ces dernières m'étaient inconnues, ainsi que *Ch. pulchella*, au moment oú paraissait ma thése.

Source : MNHN, Paris

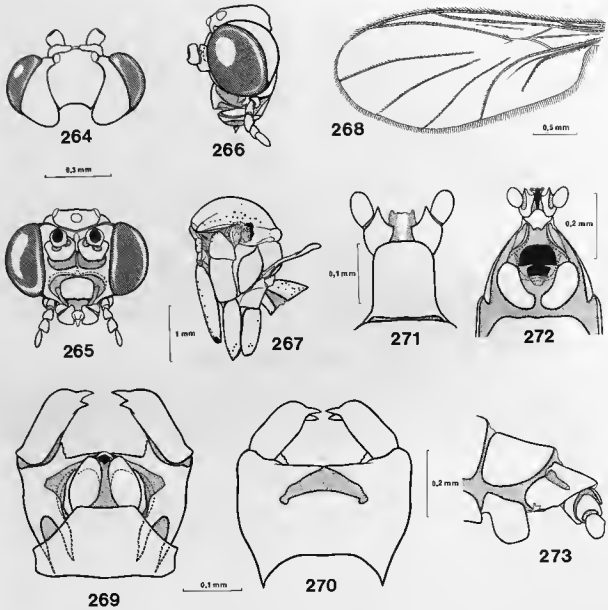


FIG. 264-273. — *Chiasmoneura (Ch.) anthracina* de Meij. : 264, tête, vue dorsale ; 265, ♂, vue frontale ; 266, ♂, vue latérale ; 267, thorax, hanches et segment abdominal 1, vue latérale ; 268, aile, face dorsale ; 269, hypopyge mâle, vue dorsale ; 270, ♂, vue ventrale ; 271, terminalia femelles, vue dorsale ; 272, ♂, vue ventrale ; 273, ♂, vue latérale.

postéroexternes. Hanches II avec quelques antérieures apicales et des externes sur le tiers apical ; une seule soie postérieure, longue. Hanches III avec seulement quelques soies externes et une paire de longues postérieures chez l'espèce-type et *Ch. concinna*, seulement la paire postérieure, et pas d'externes, chez *Ch. cyclophora* et *quinquemaculata*. Fémurs longs et minces, à pilosité couchée et dispersée, les soies ventrales plus longues. Fémurs I : face interne et bord ventral dénudés, sauf deux rangées régulières de soies, largement séparées l'une de l'autre, au milieu de la face interne. Zones dénudées moins étendues sur les fémurs II-III. Tibias à longue pilosité irrégulière, dépourvus de macrochètes. Tibia I avec une zone sensorielle petite, mais profonde ; peigne bien développé. Éperons I : 2 : 2, les II-III égaux et plus petits que la largeur

Source : MNHN, Paris

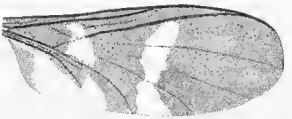
apicale des tibias correspondants, mucronés à l'apex. Protarse I plus court que le tibia mais plus long que sa moitié. Tarses simples, non spinuleux en-dessous. Griffes petites, simples. Pulvilles aussi longues que les griffes.

Ailes (fig. 268, 274-277) vivement colorées de brun foncé, avec des taches blanches bien délimitées, leur répartition différente selon les espèces. Bien plus longues que l'abdomen, membrane couverte de macrotriches, mais ceux-ci beaucoup plus rares dans le tiers basal (où ils sont pratiquement limités à la cellule anale) et au bord antérieur. Angle anal proche de 90°. Costale interrompue bien avant l'apex de l'aile, mais dépassant par contre largement l'embouchure de R5. Sous-costale courte, dépassant à peine le niveau de la base de Rs chez *Ch. anthracina* et *concinna*, se terminant bien avant celle-ci chez *Ch. quinquemaculata* et *cyclophora* ; Sc2 absente. R1 longue, dépassant largement le milieu de l'aile. R4 absente. R4+5 et M1 formant ensemble une courte courbe régulière. Fusion radiomédiane punctiforme ou courte, un peu plus longue chez *Ch. cyclophora*. Fourche médiane plus ou moins distinctement effacée à la base ainsi que son pétiole, non effacée chez *Ch. cyclophora*, seulement la base de M2 étroitement interrompue chez *Ch. concinna*. M4 très largement interrompue à la base. Culb fortement courbée. Cu2 longue et courbée. Anale courte, fortement courbée à l'apex, celui-ci situé bien avant la marge de l'aile.

Ciliation, face dorsale : toutes les nervures sauf Sc, Rs, tb, la fusion radiomédiane et Cu2. Face ventrale : apex de R1, R4+5 et fusion radiomédiane, le reste des nervures nu.

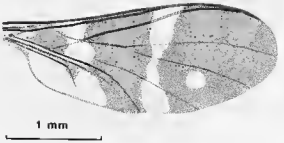
Abdomen court, large et aplati. Mâle : sept segments prégénitaux visibles, le VIII entièrement dissimulé sous le VII dorsalement, le tergite VIII réduit à une bande transverse pas plus longue que le IX. Sternite VIII plus grand et recouvrant la base du synsclérite. Femelle : huit segments prégénitaux visibles (en extension).

Genitalia mâles (fig. 269-270, 278-280). — Tergite IX transverse, bien plus large que long, sans apophyse articulaire basale ; plus développé chez *Ch. concinna*, où il est pentagonal. Cerques bien développés, hypoprocte très grand et bien sclérifié. Sternite IX absent ou fusionné aux gonocoxopodites ; ceux-ci grands, le synsclérite portant sur la ligne médiane, ventralement, une large zone membraneuse triangulaire reliée à la

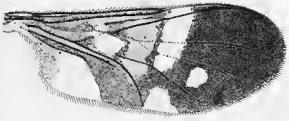


274

275



276



277

FIG. 274-277. — Ornementation alaire des *Chiasmoneura s. str.* : 274, *Ch. anthracina* de Meij. ; 275, *Ch. cyclophora* Edw. ; 276, *Ch. concinna* n. sp. ; 277, *Ch. quinquemaculata* (Sasakawa). Fig. 277 d'après Sasakawa, 1966.

Source : MNHN, Paris

marge par un étroit espace membraneux, le tout formant un triangle ou une sorte de T renversé, précédé d'une zone soulevée en bosse, très bien développée chez *Ch. cyclophora*. Synsclérite peu rebordé dorsalement, recourbé en un large pont sclérifié entourant la base des gonostyles. Gonostyles simples, à insertion latérale, bidentés à l'apex. Phallosome presque entièrement membraneux, mais apodèmes gonocoxaux bien sclérifiés. Basiphallus en arche mince, transverse, relié au plancher sclérifié du distiphallus par deux courtes branches latérales.

Genitalia femelles (fig. 271-273). — Tergite X très bien développé dorsalement ; bordé latéralement d'une très profonde échancrure membraneuse, suivie d'un sclérite large, plus ventral, fusionné en arrière avec le sclérite dorsal (fig. 273). Cette structure peut soit représenter une fusion partielle d'un latérosternite IX avec le tergite X, soit résulter de la désclérification partielle d'un tergite X particulièrement grand (le latérosternite IX ayant disparu) ; la première hypothèse me paraît la plus vraisemblable. Cerques bisegmentés ; entre eux, une petite plaque sclérifiée postanale aux limites indécises. Plaque postgénitale bien sclérifiée. Sternite VIII entièrement divisé en deux longitudinalement, la marge interne de chaque moitié profondément rebordée. Trois spermathèques chez l'espèce-type, deux chez *Ch. concinna*.

Larve et biologie inconnues.

Répartition. — Règions orientale et australasienne entre les deux tropiques.

Matériel examiné. — Toutes les espèces décrites, y compris les mâles inédits de *Ch. anthracina* et *cyclophora*, dont les néallotypes sont désignés ci-dessous, ainsi qu'une espèce nouvelle d'Australie.

Clé des ***Chiasmoneura s. str.***

1. — Aile : une tache arrondie entre M2 et M4 ; pétiole de la fourche médiane entier ou au moins son trajet visible ; M2 entière (forte ou faible), ou au plus étroitement interrompue à la base ; bande médiane blanche étendue jusqu'à la costale (fig. 275-277) 2
   — Pas de tache arrondie entre M2 et M4 ; pétiole de la fourche médiane et base de M2 entièrement effacés ; bande médiane ne dépassant pas R1 (fig. 274). Hypopyge mâle : fig. 269-270. Inde, Malaisie, Java, Sarawak ..... ***anthracina*** de Meij.
2. — Bande médiane s'étendant sans interruption de la costale à la marge postérieure ; pas de bande plus claire en dedans de la bande médiane (fig. 275-276) 3
   — Bande médiane interrompue en arrière de M4, et précédée d'une bande plus claire (fig. 277). Hypopyge mâle : fig. 279. Taiwan, Philippines ..... ***quinquemaculata*** (Sasak.)
3. — Bande médiane fortement rétrécie entre M2 et M4 ; M2 interrompue à la base ; fusion radiomédiane punctiforme (fig. 276). Hypopyge mâle : fig. 280. Australie (Queensland) ..... ***concinna*** n. sp.
   — Bande médiane non rétrécie ; pétiole et fourche médiane complets ; fusion radiomédiane longue (fig. 275). Hypopyge mâle : fig. 278. Vanuatu ..... ***cyclophora*** Edw.

Source : MNHN, Paris

Chiasmoneura (Ch.) concinna n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 2,9 mm. D'un brun-roux luisant, les hanches I, les fémurs, les tibias et les tarses jaunes. Antennes (incomplètes) : premier flagellomère jaune, les 2-5 bruns, étroitement jaune-roux à l'apex, les 6-9 bruns. Ailes brunes marquées de blanc comme sur la planche hors-texte (fig. 2) et la figure 276. Hypopyge et segments prégénitaux d'un brun plus sombre que le reste du corps. Genitalia très proches de ceux de l'espèce-type, les deux épines des gonostyles en position apicale (fig. 280).

Allotype femelle semblable au mâle. Antennes plus longues que le corps. Abdomen : tergites II-VII marqués de jaune à la base, ovipositeur brun-noir.

Holotype et allotype : Australie, N. Queensland, Bramston Beach, nr. Innisfail, 30.04.1967 (*D. H. Colless*) ; *in* ANIC, Canberra. Un paratype femelle : N. Queensland, The Boulders, 6,4 km NW of Badinda, 8.07.1971 (*Z. Liepa*) ; *in* Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Un paratype mâle : Queensland, Cairns, Harstley Creek, 24.07.1957 (*W. W. Wirth*) ; *in* US National Museum, Washington. Un paratype femelle : N. Queensland, Halifax, 30.06.1919 (*F. X. Williams*) ; *in* Bishop Museum, Hawaii.

FIG. 278-280. — Hypopyge mâle des *Chiasmoneura s. str.*, vue ventrale ; 278, *Ch. cyclophora* Edw. (néallotype) ; 279, *Ch. quinquemaculata* (Sasakawa) ; 280, *Ch. concinna* n. sp. (holotype).

Source : MNHN, Paris

Chiasmoneura (Ch.) anthracina de Meijere

Néallotype mâle. — Semblable à la femelle holotype (examinée), mais fusion radiomédiane un peu plus longue. Hypopyge (fig. 269-270) brun sombre. Gonostyle avec une dent apicale et une dent interne.

Inde, Assam, 10 miles N Tinsukia, « in jungle », 5.04.1944 (*D. E. Hardy*) ; U.S. National Museum, Washington. Le British Museum possède des exemplaires de cette espèce (décrite de Java) provenant de Malaisie occidentale et du Sarawak.

Chiasmoneura (Ch.) cyclophora Edwards

Néallotype mâle. — Semblable à la femelle holotype (examinée). Antennes (incomplètes) aussi longues que le corps. Premier flagellomère jaune, les suivants (2 à 6) bruns, très étroitement jaunis à l'apex. Hanches I jaunes, balanciers entièrement roux. Hypopyge (fig. 278) brun-noir. Gonostyles avec une dent apicale dorsale et une dent apicale interne.

Nouvelles-Hébrides, Malekula, 01.1930 (*L. E. Cheesman*), B. M. 1930/78 ; British Museum (Nat. Hist.), Londres.

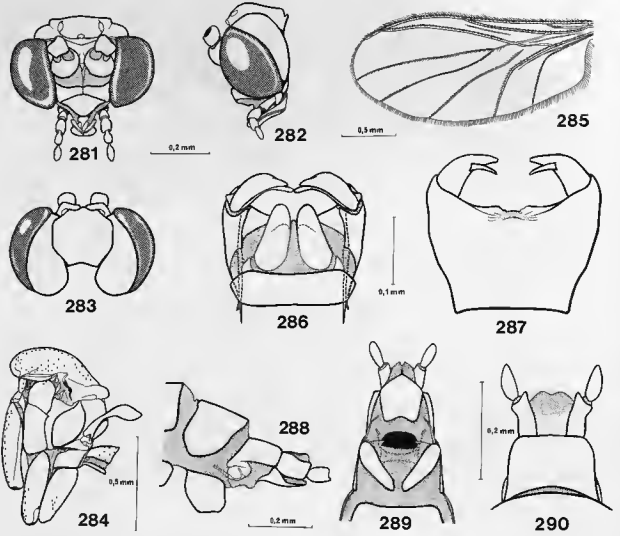


FIG. 281-290. — *Chiasmoneura (Prochiasmoneura) bipunctata* Mat. : 281, tête, vue frontale ; 282, d°, vue latérale ; 283, d°, vue dorsale ; 284, thorax, hanches et segment abdominal I, vue latérale ; 285, aile, face dorsale ; 286, hypopyge mâle, vue dorsale ; 287, d°, vue ventrale ; 288, terminalia femelles, vue latérale ; 289, d°, vue ventrale ; 290, d°, vue dorsale.

Source : MNHN, Paris

Sous-genre **Prochiasmoneura** Matile

Prochiasmoneura Matile, 1988 a : 60. Espèce-type : *Chiasmoneura bipunctata* Matile, 1973 a, par désignation originale.

♂♀. — Diffèrent du sous-genre nominal par les caractères suivants :

Tête (fig. 281-283) : sclérite cérébral proportionnellement plus petit. Ocelle médian moins grand que les latéraux. Flagellomères basaux épaissis chez les mâles des espèces africaines et de *Ch. collessi* et chez les femelles de certaines espèces africaines (*Ch. flavicoxa, vittata*). Sillon frontal médian moins marqué, face plus haute, trompe plus courte.

Thorax (fig. 284) : soies dorsocentrales, et surtout latérales, plus longues. Latérotergite à grand axe nettement plus oblique. Pattes : premier article des tarses I ne dépassant pas la moitié de la longueur du tibia (espèces africaines) ou un peu plus long (espèces néo-zélandaises).

Ailes (fig. 285, 291-296) beaucoup moins vivement colorées, le brun moins soutenu (sauf chez *Ch. collessi*), les taches blanches plus diffuses. Chez les espèces australasiennes, sous-costale

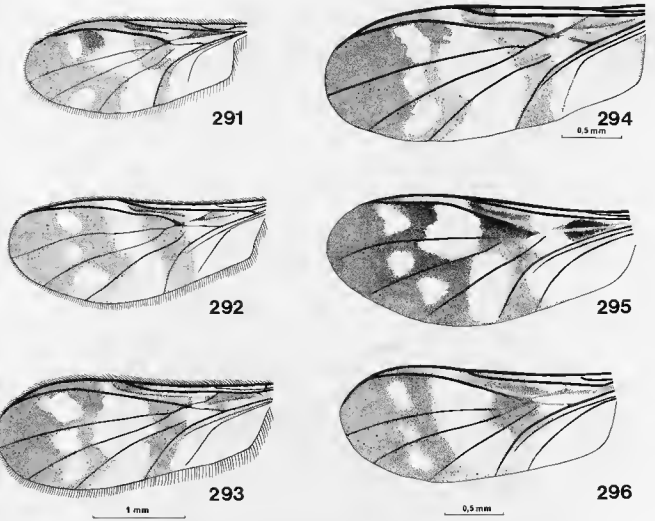


Fig. 291-296. — Ornementation alaire des *Chiasmoneura* du sous-genre *Prochiasmoneura* : 291, *Ch. bipunctata* Mat. ; 292, *Ch. tripunctata* Mat. ; 293, *Ch. vittata* Mat. ; 294, *Ch. pulchella* Mat. ; 295, *Ch. collessi* n. sp. ; 296, *Ch. bougainvillei* n. sp. Fig. 291-293 d'après Matile, 1973b ; fig. 294 d'après Matile, 1988a.

Source : MNHN, Paris

plus longue, dépassant la base de Rs, prolongée même jusqu'au niveau de la fusion radiomédiane chez *Ch. milligani*. Pétiole de la fourche médiane non effacé ; anale prolongée jusqu'à la marge de l'aile, ou interrompue très peu avant.

Ciliation, face dorsale : sc avec au moins quelques soies apicales. Face ventrale : bases de M2 (parfois M1), M4 et de l'anale ciliées, cette dernière parfois sur toute sa longueur (*Ch. flavicoxa, tripunctata*) ; Cu2 entièrement ciliée.

Genitalia mâles (fig. 286-287, 297-305). — Tergite IX plus étroit, en bandelette transverse (ce caractère moins net chez *Ch. fenestrata*). Aire membraneuse des gonocoxopodites plus petite et moins distincte chez la plupart des espèces [23], mais très grande chez *Ch. fenestrata*, un peu moins chez *Ch. bougainvillei, collessi* et *milligani*. Gonostyles bifides à l'apex, les branches largement sèparées chez *Ch. bipunctata* et *tripunctata* (fig. 297-300) ; trifides chez *Ch. flavicoxa* (fig. 301).

Genitalia femelles (fig. 288-290). — Tergite X moins étendu, fusionnè plus largement, et à la base, avec le sclérite ventral. Premier article des cerques plus long que le deuxième ; zone membraneuse entre les cerques portant une sclérification moins distincte, moins colorée (espèces africaines). Chez les espèces néozélandaises, tergite X plus petit, membraneux à la base ; premier article des cerques à peine plus long que le deuxième. Deux spermathèques. Chez *Ch. collessi*, tergite X sclérifié seulement à l'apex ; cerques comme chez les espèces néo-zélandaises.

Larve et biologie inconnues.

Répartition. — Régions afrotropicale et australasienne.

Matèriel examinè. — Toutes les espèces décrites, et les deux espèces australasiennes inédites ci-dessous (qui ne figuraient pas dans mon travail de 1986).

Clé des *Chiasmoneura* du sous-genre *Prochiasmoneura*

1. — Partie apicale sombre de l'aile renfermant trois taches blanches arrondies (fig. 292-296) **2**
   — Partie apicale sombre avec seulement deux taches blanches (fig. 291). Hypopyge mâle : fig. 298-300. Nigeria ..... ***bipunctata*** Mat.
2. — Hanches II-III, ou hanche III seulement, jaunes ou jaune-roux ; scutum allant du jaune au brun, avec ou sans bandes **3**
   — Hanches II-III brunes ; scutum brun, portant trois bandes longitudinales brun-noir. Hypopyge mâle : fig. 297. Kenya. ***tripunctata*** Mat.
3. — Hanches II brunes ; scutum sans bandes longitudinales **4**
   — Toutes les hanches jaunes ou rousses ; scutum avec ou sans bandes longitudinales **5**
4. — Flagelle antennaire unicolore ; scutum brun ; coloration alaire très soutenue, taches apicales rondes et bien délimitées, cellule basale en grande partie brune (fig. 295). Hypopyge mâle : fig. 304. Australie ..... ***collessi*** n. sp.
   — Les 5 premiers flagellomères annelés d'orange et de brun ; scutum orangé ; coloration alaire plus pâle, taches apicales crescentiformes et diffuses, cellule basale en grande partie claire. Hypopyge mâle : fig. 302. Nouvelle-Zélande ..... ***milligani*** (Edw.)
5. — Scutum avec des bandes plus ou moins distinctes ; zone sous-scutellaire en bandelette étroite **6**

23. La large zone membraneuse représentée pl. 104, fig. 4, de ma thèse, chez *Ch. bipunctata*, résulte d'une erreur d'observation que j'avais omis de corriger (voir fig. 300 du présent travail) ; de plus, il s'agit d'un paratype, et non de l'holotype.

Source : MNHN, Paris

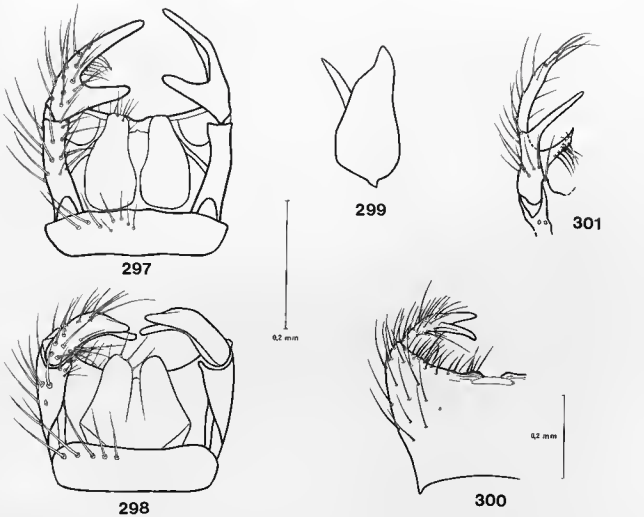


FIG. 297-301. — Genitalia mâles des *Chiasmoneura* afrotropicaux du sous-genre *Prochiasmoneura* : 297, *Ch. tripunctata* Mat., hypopyge, vue dorsale (holotype) ; 298, *Ch. bipunctata* Mat., ♂ (holotype) ; 299, ♂, gonostyles, vue latérale (holotype) ; 300, ♂, hypopyge, vue ventrale (paratype) ; 301, *Ch. flavicoxa* Mat., apex du synsclérite et gonostyle (holotype).

— Scutum roux sombre, sans bande ; zone membraneuse sous-scutellaire en triangle aussi étendu que le scutellum. Hypopyge mâle : fig. 305. Iles Salomon..... ***bougainvillei*** n. sp.

6. — Scutum jaune à bandes longitudinales brun-noir ou rousses bien délimitées 7

— Scutum jaune-brun, portant trois bandes longitudinales plus sombres, peu distinctes. Gonostyles mâles : fig. 301. Uganda.. ***flavicoxa*** Mat.

7. — Bandes scutales rousses ou brunâtre clair ; tergite abdominal IV jaune ou brun..... 8

— Bandes scutales brun-noir ; tergite IV brun. Mâle inconnu. Uganda. ..... ***vittata*** Mat.

8. — Trompe et palpes sombres. Pleures jaunes, l'anépisterne seul bruni. Sc se terminant au-dessus de la base de Rs ; R4+5 écartée de C jusqu'à l'apex ; cellule basale en grande partie sombre (fig. 294). Tergite IV jaune. Mâle inconnu. Côte d'Ivoire ..... ***pulchella*** Mat.

Source : MNHN, Paris

— Trompe et palpes roux. Pleures entièrement brunes. Sc se terminant bien après la base de Rs. R4+5 très proche de C dans son tiers apical ; cellule basale en grande partie claire. Tergite IV brun. Hypopyge mâle : fig. 303. Nouvelle-Zélande ..... *fenestrata* (Edw.)

Chiasmoneura (Prochiasmoneura) collessi n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 2,9 mm. Tête : sclérite cérébral brun. Antennes : scape et pédicelle roussâtres, flagelle brun jaunâtre ; n'en subsistent que huit articles, dont les quatre premiers sont distinctement épaissis. Face et trompe rousses, palpes brunâtres.

Thorax : prothorax roux-orangé. Scutum brun, luisant, jaunâtre latéralement. Scutellum et médiotergite brun-roux luisant, de même que les sclérites pleuraux, sauf le mésépimère, qui est orangé.

Pattes : hanches I et III jaune-orangé, la III plus sombre que la I ; hanche II d'un brun luisant. Fémurs et tibias jaune-orangé, les tibias II et III étroitement brunis à l'apex. Tarses brunâtres, indistinctement plus clairs aux articulations. Protarse I un peu plus long que la moitié du tibia (23 : 43).

Aile (fig. 295) jaune tachée d'un brun plus soutenu que dans le reste du sous-genre. Cellule basale brunie sauf le long de l'emplacement de la base de M. Une forte trace brune le long de l'apex de R1 ; une bande brune s'étendant de la fusion radiomédiane et la base de R4+5 à la marge postérieure, la teinte brune beaucoup plus forte avant la fusion radiomédiane et M2. Apex bruni à partir du quart externe en avant, de près de la moitié en arrière, cette zone contenant trois taches circulaires bien marquées, jaunes, entre R4+5 et M1, M1 et M2, et M2 et M4. Costale courte, se terminant largement avant l'apex de l'aile, ne dépassant pas l'apex de R5. Sc se terminant très peu après Rs. R4+5 courte, se terminant largement avant l'apex de l'aile, courbée, son tiers antérieur très proche de la costale. Fusion radiomédiane punctiforme. Base de Rs plus ou moins effacée, de même que l'apex de la cellule basale et la base de M4 ; pétiole de la fourche médiane faible mais distinct. Cu2 longue et forte. Anale prolongée jusqu'au bord de l'aile. Balanciers jaune-orangé.

Abdomen : tergite I brunâtre, II brun, indistinctement jauni à la base, III jaune sur la moitié basale, brun sur la moitié apicale, IV jaune sur les deux tiers basaux, le tiers apical brun, tergites suivants uniformément bruns. Sternites I-IV jaunes, les suivants bruns.

Hypopyge (fig. 304) brun. Tergite IX en bandelette transverse portant deux rangées de courtes soies apicales. Zone gonocoxale membraneuse étroite, mais atteignant presque la marge antérieure du synsclérite. Gonostyles simples, compressés latéralement, arrondis à l'apex, les deux dents en position interne.

Allotype femelle semblable à l'holotype, mais coloration générale un peu plus sombre. Antennes complètes, bien plus courtes que le corps, flagellomères basaux non épaissis. Abdomen moins distinctement annelé. Ovipositeur brun-noir, cerques orangé.

Holotype et allotype : Australie, Queensland, Woombye, nr. Nambour, 11-16.10-1965 (*D. H. Colless*) ; ANIC, Canberra. L'espèce est amicalement dédiée à son inventeur, qui m'a laissé la primeur de sa description. Au sein du sous-genre, cette espèce est très particulière par sa coloration alaire proche de *Chiasmoneura s. str.*, et par la terminaison de la costale.

Chiasmoneura (Prochiasmoneura) bougainvillei n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 2,5 mm. Tête : sclérite cervical jaune brunâtre. Antennes : scape et pédicelle jaune-roux, flagellomères non épaissis (les trois premiers seuls subsistent) jaune-roux sombre. Face, trompe et palpes jaune-roux.

Thorax : prothorax jaune-roux. Scutum luisant, roux sombre, le scutellum et le médiotergite concolores. Zone membraneuse sous-scutellaire plus grande que dans le reste du genre, triangulaire, aussi grande que le scutellum. Pleures et pattes rousses. Protarse I nettement plus long que la moitié du tibia (1 : 1,6).

Aile (fig. 296) jaune faiblement tachée de brun : une trace allongée brune dans la cellule basale, une bande médiane allant de sous la moitié apicale de R1 à Cu2, en recouvrant la fusion radiomédiane et la base du pétiole de la fourche

Source : MNHN, Paris

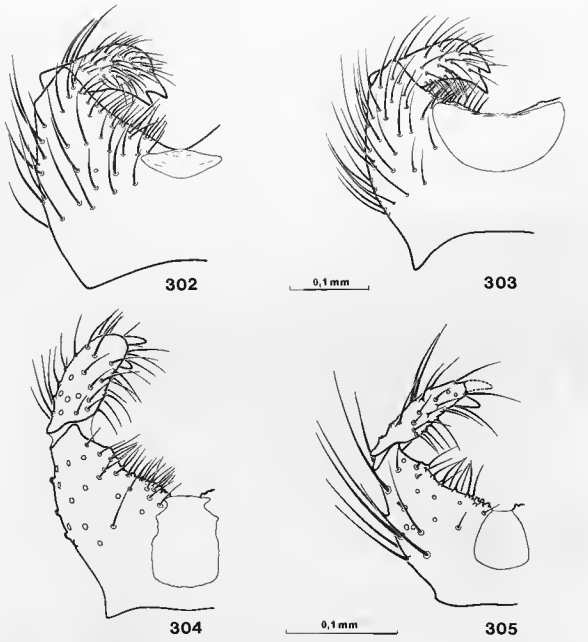


FIG. 302-305. — Hypopyge mâle des *Chiasmoneura* australasiens du sous-genre *Prochiasmoneura*, vue ventrale ; 302, *Ch. milligani* (Tonn.) ; 303, *Ch. fenestrata* (Edw.) ; 304, *Ch. collessi* n. sp. (holotype) ; 305, *Ch. bougainvillei* n. sp. (♂).

médiane ; tiers apical de l'aile faiblement bruni, cette zone renfermant trois taches claires à limites indécises, situées entre R4+5 et M1, M1 et M2 (très faible) et M2 et M4. Costale longue, atteignant l'apex de l'aile, dépassant largement l'apex de R5. Sc courte, affaiblie à l'apex, se terminant un peu avant la base de Rs. R4+5 régulièrement courbée, non rapprochée de C dans sa section apicale. Fusion radiomédiane punctiforme. Apex de la cellule basale effacé, M2 et M4 interrompues à la base. Cu2 très longue, anale complète. Balanciers brun-roux.

Abdomen brun marqué de jaune : l'extrême base du segment II, le tiers basal du III et les deux tiers basaux du IV. Hypopyge (fig. 305) brun-roux. Tergite IX moins étroit que dans l'espèce précédente, deux rangées de soies apicales. Zone membraneuse gonocoxale étroite, mais

Source : MNHN, Paris

longue. Gonostyles simples, compressés latéralement, portant deux dents en position apicale.

Holotype mâle : Iles Salomon, Bougainville, Torpanos, 6 km W Tinpatz, 200 m, 22-29.02.1968, piège de Malaise (*R. Straatman*) ; Bishop Museum, Honolulu. L'espèce est dédiée à la mémoire de l'illustre navigateur Louis-Antoine DE BOUGAINVILLE (1729-1811).

SOUS-GENRE SYNESOSTYLA MATILE

Synesostyla Matile, 1988 a : 60. Espèce-type : *Chiasmoneura stylata* Matile, 1979 b, par désignation originale.

♂♀. — Diffèrent du sous-genre nominal et de *Prochiasmoneura* par les caractères suivants :

Tête (fig. 306-307). — Sclérite cérébral allongé, nettement plus long que large, portant quelques soies latérales et transversales préocellaires. Yeux émarginés au-dessus des antennes.

Thorax : une bande pleurale luisante prolongée sur la hanche II, celle-ci avec des soies externes plus nombreuses, sur les deux tiers apicaux. Hanches III avec une ou deux externes apicales (fig. 308). Aile (fig. 309, 314-316) : fusion radiomédiane punctiforme. Cu2 ciliée seulement à la base dorsalement, entièrement ciliée ventralement.

Genitalia mâles (fig. 310-311, 317-320). —

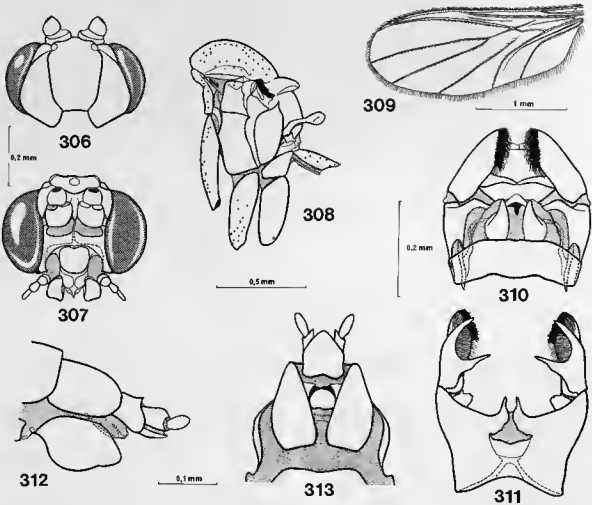


FIG. 306-313. — *Chiasmoneura (Synesostyla) stylata* Mat. : 306, tête, vue dorsale ; 307, ♂, vue frontale ; 308, thorax, hanches et segment abdominal I, vue latérale ; 309, aile, face dorsale ; 310, hypopyge mâle, vue dorsale ; 311, ♂, vue ventrale ; 312, terminalia femelles, vue latérale ; 313, ♂, vue ventrale.

Source : MNHN, Paris

Tergite IX aussi étroit que chez *Prochiasmoneura*. Sternite IX fusionné avec les gonocoxopodites, mais visible sous forme d'une sclérification basale très distincte du synsclérite gonocoxal. Zone membraneuse ventrale à marge apicale délimitée latéralement par un processus long (espèce-type) ou court (*Ch. marcellae*, fig. 317), ou les deux processus latéraux fusionnés en un processus médian digitiforme (*Ch. tsacasi*, fig. 319). Gonostyles plus complexes, plus ou moins profondément bilobés, trilobés chez l'espèce-type, portant une ou deux épines sclérifiées et une brosse de soies serrées, sauf chez *Ch. marcellae*, où ils ne portent que des macrochètes.

Genitalia femelles (fig. 312-313). — Tergite X bien développé ; pas de sclérite ventral séparé de lui par une zone membraneuse. Pas de plaque ou de membrane supra-anale entre les cerques. Deux spermathèques.

Comme chez *Prochiasmoneura*, les soies scutales sont un peu plus longues que chez *Chiasmoneura s. str.* ; le protarse est plus court que la moitié du tibia antérieur (sauf chez *Ch. marcellae*), les ailes sont moins vivement colorées (fig. 314-316). Pétiole et fourche médiane complets, anale entière, sous-costale avec quelques soies dorsales apicales.

Larve et biologie inconnues.

Répartition. — Région afrotropicale (sous-région malgache).

Matériel examiné. — L'espèce-type et deux espèces inédites, l'une des Comores, l'autre de la Réunion, décrites ci-dessous.

Clé des ***Chiasmoneura*** du sous-genre ***Synesostyla***

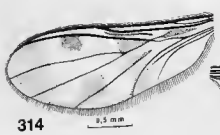
1. — Petites espèces, longueur de l'aile inférieure à 3 mm. Ailes faiblement tachées ; costale dépassant R5 ; sc2 distincte sur tout son trajet (fig. 314-315). Mâle : gonostyle portant une brosse de soies serrées ; processus gonocoxaux ventraux longs (fig. 311, 319) **2**
   — Grande espèce, longueur de l'aile dépassant 4,5 mm. Ailes fortement tachées ; costale ne dépassant pas R5 ; sc2 évanescente (fig. 316). Mâle : gonostyle sans brosse de soies serrées ; processus gonocoxaux courts (fig. 317). La Réunion ..... ***marcellae*** n. sp.
2. — Scutum brun-roux, sans bandes ; bande pleurale rousse, prolongée sur les hanches II. Deux taches claires entre R1 et M2, M4 étroitement interrompue à la base (fig. 315). Hypopyge mâle : fig. 319-320. Grande Comore ..... ***tsacasi*** n. sp.
   — Scutum jaune brunâtre, portant trois bandes brunes cohérentes ; bande pleurale brune, non prolongée sur les hanches II. Une seule tache, allongée, entre R4+5 et M3 (fig. 314). Hypopyge mâle : fig. 310-311. Grande Comore, Mohéli ..... ***stylata*** Mat.

Chiasmoneura (Synesostyla) marcellae n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 4,9 mm. Taille générale nettement plus grande que chez les autres *Chiasmoneura*. Couleur de fond jaune-roux. Antennes : scape jaune clair, pédicelle jaune-roux ; flagelle (incomplet) : flagellomères 1-6 brun-noir, très étroitement jaunis à la base et à l'apex. Scutum portant trois bandes longitudinales rousses. Une bande pleurale rousse, très luisante, s'étendant de l'anépisterne à la hanche II et se prolongeant sur la moitié basale de celle-ci. Anépisterne entièrement dénudé. Hanches III avec de nombreuses soies externes et postérieures. Pattes I : protarse plus grand que la moitié du tibia, celui-ci assombri à l'apex, tarse brun. Pattes II-III jaune-roux.

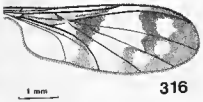
Ailes hyalines à taches brunes assez prononcées (fig. 316). Costale ne dépassant pas l'embouchure de R5. Sous-costale très étroitement effacée à l'apex, sc2 visible sous forme de trace colorée.

Source : MNHN, Paris



314

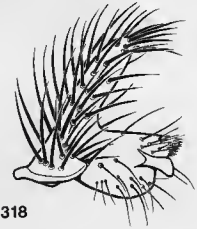
315



316

317

319



318

320

FIG. 314-320. — *Chiasmoneura* du sous-genre *Synesostyla* (holotypes) : 314, *Ch. stylata* Mat., ornementation alaire ; 315, *Ch. isacasi* n. sp., ♂ ; 316, *Ch. marcellae* n. sp., ♂ ; 317, ♂, hypopyge, vue ventrale ; 318, ♂, gonostyle, vue dorsale ; 319, *Ch. isacasi*, hypopyge, vue ventrale ; 320, ♂, gonostyle, vue dorsale. Fig. 314 d'après Matile, 1979b.

Source : MNHN, Paris

Abdomen jaune-roux, les tergites assombris à l'apex. Genitalia (fig. 317) : tergite IX moins large que chez l'espéce-type, sternite IX encore plus distinct ; zone membraneuse gonocoxale plus étendue. Gonostyles dépourvus de brosse apicale, portant seulement des macrochétes (fig. 318).

La Réunion, Forêt de Bébour, 19.12.1973, piége de Malaise (*L. Matile*). Holotype au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. L'espéce est amicalement dédiée à M^me^ Marcelle LACAISSE, en remerciement de la minutie avec laquelle elle a préparé des milliers de Mycetophiloidea au Service des Diptéres du Laboratoire d'Entomologie du Muséum.

Chiasmoneura (Synesostyla) tsacasi n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 2,7 mm. Roux marqué de brun. Antennes : scape et pédicelle jaune-brun, flagelle brun-noir, environ aussi long que le corps, les flagellomères étroitement marqués de jaune á la base. Scutum brun-roux, jaune latéralement, le reste du thorax jaune-roux, sauf une bande rousse, luisante, allant de l'anépisterne á la hanche II et se prolongeant sur celle-ci.

Ailes hyalines á taches brunes (fig. 315). Pattes jaunes, obscurcies par la pilosité. Abdomen jaune-roux, tergite II brun à base jaunâtre, tergites III-IV brun-noir.

Hypopyge (fig. 319) brun sombre. Tergite IX aussi large et court que chez *Ch. stylata*, mais échancré au milieu de sa marge apicale. Pas de dépression du synsclérite gonoxocal en avant de la zone membraneuse ventrale ; celle-ci bordée apicalement, sur la ligne médiane, par deux digitations accolées en un long processus spinuleux à l'apex. Gonostyles (fig. 320) bilobés, le lobe ventral prolongé en bec vers la ligne médiane, toute la marge interne portant une épaisse brosse de soies. Face dorsale du lobe ventral avec une longue épine courbe. Hypoprocte membraneux.

Grande Comore, Convalescence, 1 600-1 750 m, 1-2.12.1982 (*L. Tsacas*). Holotype au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. L'espéce est dédiée à mon collégue et ami Léonidas TSACAS, son inventeur ; elle a été capturée en même temps qu'une femelle de *Ch. stylata*, espéce jusqu'alors uniquement connue de Mohéli.

GENRE CHIASMONEURELLA MATILE

Chiasmoneurella Matile, 1973 b : 606. Espèce-type : *Chiasmoneurella edwardsiana* Matile, 1973 b, par désignation originale.

Ce genre a été proposé pour un exemplaire unique conservé au British Museum et étiqueté *Paramacrocera* de la main d'EDWARDS. Lors de sa description, j'ai estimé qu'il était plus proche de *Chiasmoneura* que de *Paramacrocera* ; cette assertion était basée en partie sur des symplésiomorphies et j'ai par la suite considéré *Chiasmoneurella* comme le groupe-frère de *Paramacrocera* (MATILE, 1981 a ; MATILE & GOUJET, 1981), confirmant ainsi la parenté phylogénétique proposée par EDWARDS.

♂. — *Tête* (fig. 321-323) aussi large que haute. Sclérite cérébral complet, approximativement hexagonal ; un sillon longitudinal réduit á un court tronçon postocellaire. Trois ocelles situés chacun sur un calus distinct, l'ocelle médian aussi grand que les latéraux. Cérébral et occiput á soies dispersées, 4-5 postoculaires nettement plus longues que les autres, préocellaires un peu plus longues. Yeux grands, occupant environ les trois quarts de la face latérale de la tête, légèrement émarginés au-dessus des antennes, pilosité très courte. Front large, dépourvu de calus latéraux ; un sillon médian net, á rebord latéraux bien développés. Antennes brisées sur le seul exemplaire connu ; telles qu'elles sont, á peine plus longues que la tête et le thorax ensemble ; 11 flagellomères bien plus longs que larges, surtout le premier (fig. 324) ; des macrochétes dorsaux et ventraux, plus quelques internes. Face large, peu réduite, portant un sillon médian. Clypéus petit, saillant, portant trois paires de soies. Palpes plus longs que la trompe, de 1+4 articles, le premier et le dernier palpomère allongés, les 2-3 seulement un peu plus longs que larges. Trompe courte, labelles distinctement bisegmentées.

Source : MNHN, Paris

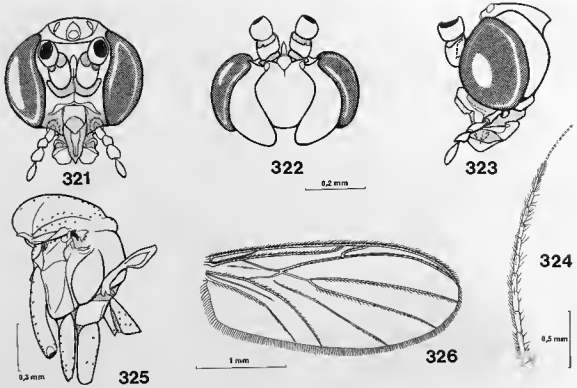


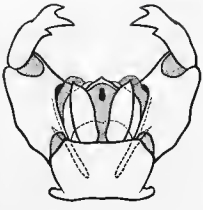
FIG. 321-326. — *Chiasmoneurella edwardsiana* Mat. : 321, tête, vue frontale ; 322, d°, vue dorsale ; 323, d°, vue latérale ; 324, antenne ; 325, thorax, hanches et segment abdominal I, vue latérale ; 326, aile, face dorsale.
NB : l'holotype, seul spécimen connu, est en mauvais état : antennes brisées à l'extrémité, thorax plus ou moins déformé.

Thorax (fig. 325, holotype légèrement déformé, position de l'aile masquant certains détails). — Prothorax petit, très réduit sur la ligne médiane, prosternum nu. Angle postéroventral du proépimère situé au niveau de la suture anapleurale. Scutum peu bombé, portant en dehors des soies latérales deux rangées de dorsocentrales unisériées ; pas d'acrosticales. Scutellum de taille moyenne, semicirculaire, portant deux paires de soies submarginales longues, pas de marginales. Médiotergite haut, subvertical, ne dépassant que très légèrement le scutellum en arrière. Pleures : anépisterne en dièdre à angle prononcé, la partie dorsale portant deux longues soies. Le reste des pleures dénudé. Mésépimère fortement réduit dans les trois quarts ventraux. Suture médiopleurale peu sinueuse, fosse médiopleurale bien marquée. Latérotergite saillant, son grand axe peu oblique. Métépisterne un peu plus large que haut.

Pattes. — Hanches I bien plus longues que les II-III, II plus longues que les III. Hanches I à longues soies antérieures et le long du bord antérieur de la face externe, une petite postérieure seulement. Hanches II ciliées à l'apex de la face antérieure, à la face externe, et avec deux longues soies postérieures ; III avec quelques petites externes proches du bord postérieur, et des postérieures longues. Fémurs normaux, peu épaissis, une bande dénudée subventrale ; soies ventrales régulièrement espacées et bien plus longues que les autres. Tibias à longue pilosité irrégulière. Tibia I avec une zone sensorielle bien marquée et un peigne apical distinct. Éperons I : 2 : 2, les II-III subégaux, à peine plus longs que le diamètre apical du tibia. Protarse I plus court que le tibia correspondant, tous les protarses dépourvus de spinulation ventrale. Griffes petites, simples, pulvilles bien développées.

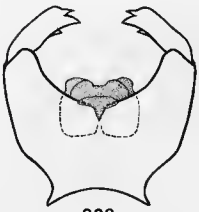
Ailes (fig. 326) larges, angle anal proche de 90° ; membrane dépourvue de macrochètes. Costale prolongée jusqu'à l'apex de l'aile, dépassant à peine l'embouchure de R5. Sc courte, se terminant un peu après la base de Rs, sc2 absente. R1 se terminant peu après le milieu de l'aile. R4 présente, fortement courbée, presque horizontale dans sa partie moyenne, R5 fortement et régulièrement courbée, son apex proche

Source : MNHN, Paris



327

0,2 mm



328

FIG. 327-328. — *Chiasmoneurella edwardsiana* Mat., hypopyge (holotype) : 327, face dorsale ; 328, face ventrale.

de celui de l'aile. Cellule basale divisée en deux par la trace, peu sclérifiée, de la base de M. Fusion radiomédiane punctiforme, pétiole de la fourche médiane court. M4 nettement interrompue à la base, légèrement convergente vers Cu1b, celle-ci courbée. Cu2 courte, anale prolongée jusqu'à la marge sous forme de trace.

Ciliation, face dorsale : toutes les nervures longitudinales, sauf Rs et Cu2 ; fusion radiomédiane avec une soie. Face ventrale : de même, sauf la fusion radiomédiane, nue.

Abdomen allongé et aplati. Contrairement à ce qui a été écrit dans la description originale, huit segments prégénitaux visibles, le VIII bien développé, presque aussi long que le VII, et enfoncé dans celui-ci à la base.

Genitalia mâles (fig. 327-328). — Tergite IX bien développé, mais plus large que long, avec deux apodèmes basaux courts et épais articulés avec les gonocoxopodites. Segment X : cerques grands, hypoprocte bien sclérifié, aussi long que les cerques. Sternite IX absent ou fusionné au synsclérite gonocoxal. Gonocoxopodites de type *Macrocera*, mais le synsclérite étroitement encoché et membraneux sur la ligne médiane. Gonostyles simples, à insertion latérale, bidentés à l'apex et portant en outre une dent marginale ventrale préapicale. Phallosome bien développé, saillant en arrière mais en grande partie membraneux.

Femelle, larve et biologie inconnues.

Répartition. — Région afrotropicale. Le seul exemplaire connu provient de la chaîne du Ruwenzori, en Uganda.

Matériel examiné. — L'espèce-type.

GENRE HESPERODES COQUILLETT

Hesperodes Coquillett, 1900 : 409. Espèce-type : *Hesperodes johnsoni* Coquillett, 1900, par monotypie.

Archaeomacrocera Meunier, 1917 : 88. Espèce-type : *Archaeomacrocera concinna* Meunier, 1917, par monotypie.

Lors de la description de ce genre, COQUILLETT l'a rapproché d'*Hesperinus* et de *Platyura*. Sans en avoir vu d'exemplaires, JOHANNSEN (1909, 1910) et EDWARDS (1925) l'ont plus justement placé dans les Keroplatidae, comme le fera plus tard FISHER (1941) après examen des deux sexes. J'ai eu l'occasion de publier des données et des figures nouvelles d'*Hesperodes* en le classant dans les Macrocerinae et en établissant sa synonymie avec *Archaeomacrocera*, décrit de l'ambre de la Baltique (MATILE, 1980 a). Je suis revenu ensuite sur le cas de ce genre au sujet de ses rela-

Source : MNHN, Paris

tions phylogénétiques au sein de la sous-famille (MATILE, 1984 a) et je propose aujourd'hui de la placer dans la tribu des *Macrocerini*. *Hesperodes johnsoni* est demeuré longtemps très rare dans les collections, connu seulement par l'holotype mâle et une femelle dont l'abdomen manquait. Du matériel plus récent, capturé au piège lumineux et au piège de Malaise m'a été aimablement communiqué par mes collègues et amis R. GAGNÉ et J. R. VOCKEROTH, et notamment une femelle qui permettra d'ajouter á la diagnose du genre la description des genitalia de ce sexe.

♂♀. *Tête* (fig. 329-330) large et haute. Sclérite cérébral trés saillant, cordiforme, anguleux aux angles antéro-externes, étroit en arriére ; un sillon médian profond et bien marqué, pilosité couchée et peu serrée. Pas d'ocelles. Occiput couvert de soies inclinées, longues, surtout les préoculaires. Yeux occupant environ les deux tiers de la face latérale de la tête, largement mais peu profondément échancrés au niveau des antennes ; pilosité longue. Front nu ou avec un ou deux cils ventraux ; large et court, un sillon médian peu profond et deux calus latéraux trés saillants, presque réunis sur la ligne médiane. Antennes environ doubles de la longueur de la tête et du thorax ensemble, de 2+14 articles. Scape gros, globuleux, fortement pileux en avant. Chez *H. johnsoni*, pédicelle plus petit, discoïde, portant des soies antérieures moins nombreuses ; chez *H. concinnus*, globuleux comme le scape d'aprés la figure de MEUNIER. Flagelle dépourvu de macrochétes saillants de la villosité. Premier flagellomére deux fois (*H. johnsoni*) à trois fois (*H. concinnus*) plus long que large, mais toujours plus court que le deuxiéme, flagelloméres suivants trois á quatre fois plus longs que larges, quelque peu aplatis chez *H. johnsoni* (peut-être aussi chez *H. concinnus*, cet aspect dépendant de l'angle sous lequel le flagelle se présentait dans l'ambre). Face large et courte, dénudée, en bandelette transversale. Clypéus saillant, plus large que long, longuement cilié. Palpes de 1+4 articles, le deuxiéme palpomére élargi, le troisiéme un peu plus court que le précédent, le quatriéme long et mince. Trompe courte et épaisse, les labelles distinctement biarticulées.

Thorax (fig. 331). — Prothorax normalement développé, assez fortement rétréci au milieu ; prosternum dénudé. Angle postéroventral du proépimére situé au niveau de la suture anapleurale. Scutum peu bombé, portant des soies couchées, les latérales et les préscutellaires plus longues. Trois larges bandes dénudées, une acrosticale et deux dorsocentrales. Scutellum large et court, arrondi á l'apex, hérissé d'une longue pilosité couvrant la marge et la moitié apicale du disque. Zone membraneuse sous-scutellaire réduite à une ligne fine. Médiotergite haut, subvertical, dépassant peu le scutellum en arriére, dépourvu de soies. Pleures : stigmate antérieur profondément enfoncé. Anépisterne en diédre, les deux faces formant un angle mousse mais prononcé. Pas de fissure anépisternale ; de longues soies dressées, antérieures et dorsales, le reste des pleures nu. Mésépimére fortement rétréci sur le tiers ventral. Suture médiopleurale fortement sinueuse, fosse médiopleurale peu marquée. Katépisterne haut et large, séparant largement, ventralement, les hanches I et II. Latérotergite grand, peu saillant, grand axe peu oblique. Métépisterne bien plus large que haut.

Pattes. — Hanches I bien plus longues que les II-III, celles-ci subégales. Hanches I à longue pilosité sur la face antérieure, débordant sur la face externe, et aussi une pilosité plus courte le long de la marge postérieure. Hanches II ciliées en avant et sur une bonne partie de la face externe, quelques postérieures apicales. Hanches III portant á l'apex une arête laminaire antérieure, saillante, pourvue de longues soies ventrales ; face externe ciliée, ainsi qu'une partie de la face postérieure. Fémurs longs et minces, á pilosité serrée et couchée, les soies ventrales un peu plus longues que les dorsales ; pas de bande dénudée ventrale. Tibias plus longs que les fémurs, microchétes irrégulièrement disposés ; de nombreuses rangées de macrochétes largement séparés, courts, peu saillants de la villosité mais cependant très distincts. Tibia I portant une large zone sensorielle apicale formée de plusieurs rangées de chétules serrés et alignés en peignes. Éperons I : 2 : 2, les externes et internes II-III subégaux, plus longs que la largeur du tibia á l'apex. Peigne tibial antérieur peu visible en raison de sa coloration semblable á celle de la zone sensorielle, mais serré, formé par la derniére rangée, à peine allongée, des chétules de cette zone. Pas de peignes postérieurs. Protarse I un peu plus court que le tibia correspondant. Tarses spinuleux dessous. Griffes (fig. 333) petites et simples. Empodium réduit ; deux petits prolongements latéraux représentent sans doute des rudiments de pulvilles.

Source : MNHN, Paris

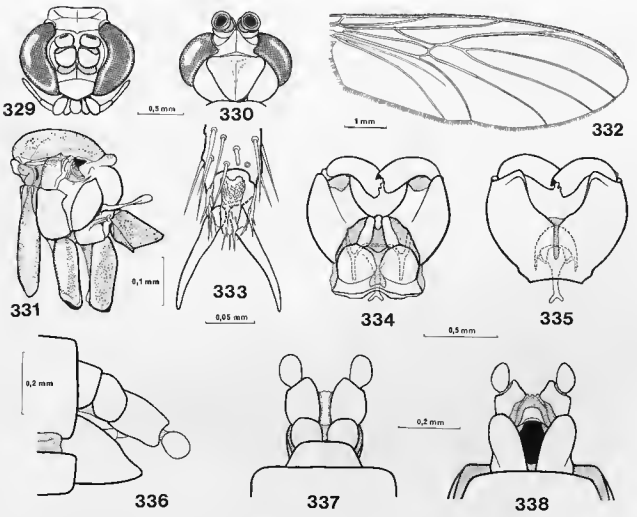


FIG. 329-338. — *Hesperodes johnsoni* Coquillett : 329, tête, vue frontale (non potassée) ; 330, d°, vue dorsale ; 331, thorax, hanches et segment abdominal 1, vue latérale ; 332, aile, face dorsale ; 333, extrémité d'un acropode et griffes, vue ventrale ; 334, hypopyge, vue dorsale ; 335, d°, vue ventrale ; 336, terminalia femelles, vue latérale (néallotype) ; 337, d°, vue dorsale ; 338, d°, vue ventrale.
Fig. 332 et 334-335 d'après Matile (1980a).

Ailes (fig. 332) relativement étroites, bien plus courtes que l'abdomen, angle anal un peu supérieur à 90° ; membrane dépourvue de macrotriches, même dans l'angle anal. Costale se terminant un peu avant l'apex, ne dépassant pas l'embouchure de R5. Sous-costale longue, se terminant sur la costale bien après la base de Rs ; chez *H. concinnus*, prolongée jusqu'au niveau de l'apex de la fusion radiomédiane ; sc2 présente, plus ou moins effacée, parfois à peine visible. R1 longue, se terminant après le milieu de l'aile. R4 présente, oblique, particulièrement chez *H. johnsoni*, où elle est éloignée de l'apex de R1, plus longue, moins oblique et plus proche de R1 chez *H. concinnus*. R5 fortement et régulièrement courbée. Cellule basale grande, divisée en deux par la base du secteur médian, qui se présente comme une nervure complète et bien sclérotinisée. Fusion radiomédiane et pétiole de la fourche médiane courts et subégaux. M4 rapprochée de Cu1b à la base. Cu1b régulièrement courbée. Cu2 longue et peu sclérifiée, anale complète, prolongée jusqu'à la marge.

Ciliation, face dorsale ; C, R1, R4+5, R5, M4 et Cu1b ; face ventrale : C, Sc sur les deux tiers basaux, R1 sur la moitié apicale, R5 sur les deux tiers apicaux (ciliation inconnue chez *H. concinnus*).

Abdomen très long, d'abord subcylindrique, puis aplati dorsoventralement à partir du seg-

Source : MNHN, Paris

ment III (femelle) ou V (mâle). Premier segment court, II et III très longs, les suivants de longueur décroissante. Segment VIII bien visible, sa base enfoncée dans le VII, chez le mâle, ou au contraire presque entièrement dissimulé dans le VII chez la femelle.

Genitalia mâles (fig. 334-335). — Base des genitalia partiellement recouverte par le segment VIII. Tergite IX transverse, inégalement sclérifié, formant un arc basal et deux larges plaques apicales. Segment IX absent ou fusionné au synsclérite gonocoxal. Segment X relativement petit, cependant l'hypoprocte bien sclérifié, cilié ventralement à l'apex. Gonocoxopodites grands, fusionnés ventralement dans la moitié basale, où demeure toutefois une mince bande membraneuse sagittale ; sous forme de tubes indépendants dans la moitié apicale. Gonostyles à insertion latérale, grands, simples, courbés, portant de petites dents apicales sclérifiées. Phallosome simple, petit, peu sclérifié sauf un anneau basal.

Genitalia femelles (fig. 336-338). — Tergite X petit, divisé en deux par une bande sagittale dorsale membraneuse. Cerques bisegmentés, le premier article large, rectangulaire, le deuxième petit, circulaire. Plaque postgénitale petite, en fer à cheval, bien sclérifiée. Sternite VIII bien plus long que le tergite correspondant, entièrement divisé en deux sur la ligne médiane, rebordé dorsalement sur près de la moitié apicale. Tergite IX entièrement membraneux, pas de latérosternites IX visibles, ni d'apodème subvaginal. Deux spermathèques.

Larve et biologie inconnues.

Répartition. — Région néarctique (*H. johnsoni*) et Oligocène nord-européen (*H. concinnus*).

Matériel examiné. — *H. johnsoni*, y compris la femelle néallotype décrite ci-dessous. Je n'ai pu obtenir communication du type d'*H. concinnus* ; voir MATILE (1980 a) où la description et les figures de MEUNIER sont analysées.

Hesperodes johnsoni Coquillett

Néallotype femelle. — Longueur de l'aile : 6,6 mm. Semblable au mâle, mais l'abdomen aplati à partir du troisième segment. Ovipositeur : fig. 336-338.

USA, New Hampshire, Stref. Co, 5 miles W Durham, 29.07.-1.08.1982, piège de Malaise (*R. M. Reeves*) ; Canadian National Collection, Ottawa.

GENRE MACROCERA MEIGEN

Macrocera Meigen, 1803 : 261. Espèce-type : *Macrocera lutea* Meigen, 1803, par désignation de CURTIS, 1837 : pl. 637.

Euphrosyne Meigen, 1800 (supprimé, I.C.Z.N., Op. 638, 1963 : 339). Espèce-type : *Macrocera lutea* Meigen, 1803, par désignation de COQUILLETT, 1910 : 542.

Geneja Lioy, 1863 : 229 (nom de remplacement injustifié pour *Macrocera* Meigen, *non* Latreille, 1809). Espèce-type : *Macrocera lutea* Meigen, 1803, par automatisme.

Promacrocera Speiser, 1913 : 134. Espèce-type : *Promacrocera interrogationis* Speiser, 1913, par désignation originale.

Promacrocera Armbruster, 1938 : 118 (préocc. SPEISER, 1913). Espèce-type : *Promacrocera archaica* Armbruster, 1938, par monotypie ; **n. syn.**

Fenderomyia Shaw, 1948 a : 94. Espèce-type : *Fenderomyia smithi* Shaw, 1948 a, par désignation originale.

Le genre *Macrocera* a été reconnu comme taxon supraspécifique, dès 1800, par le fondateur de la Diptérologie, J. W. MEIGEN (les quelques espèces déjà décrites étaient auparavant classées dans le genre *Tipula* Linné). MEIGEN établissait un genre *Euphrosyne*, défini par une brève diagnose permettant de reconnaître les *Macrocera* actuels mais ne comprenant pas de binômes spécifiques. C'est pour cette raison qu'*Euphrosyne* et les autres genres de Diptères décrits en 1800 ont été invalidés par décision de la Commission internationale de Nomenclature zoologique (1963). En 1803, MEIGEN change sans explications ses noms de 1800 ; *Euphrosyne* de-

Source : MNHN, Paris

vient *Macrocera*, premier synonyme et par conséquent valide. MEIGEN définit ainsi ses *Macrocera* : antennes longues et multiarticulées, pattes de longueur inégale, ocelles absents, ailes parallèles au corps au repos. Outre deux vrais *Macrocera*, *lutea* et *fasciata*, il y place un Bolitophilidae (*hybrida*) et un Cecidomyiidae (*incarnata*). Le genre est émendé par le même auteur en 1818, à la suite de la découverte des ocelles, qui lui avaient échappé jusqu'alors. *Macrocera*, à ocelles disposés en triangle, est séparé de *Bolitophila*, chez lequel ils sont alignés. Enfin CURTIS (1837) désigne *Macrocera lutea* Meig. comme espèce-type [24].

Les *Macrocera* ainsi définis, faciles à reconnaître en raison de leurs longues antennes, n'ont pas subi d'avatars en dehors de la mise en synonymie de *Promacrocera* Speiser par EDWARDS (1925) et de *Fenderomyia* Shaw par Coher (1963). Cent quatre-vingt six espèces ont été décrites de toutes les régions du Globe, ce qui en fait le genre de Keroplatidae le plus riche en espèces. Elles se répartissent ainsi : région paléarctique : 56 ; région néarctique : 25 ; région néotropicale : 25 ; région afrotropicale : 24 ; région orientale : 23 ; région australienne : 24 ; Antarctique : 1 ; fossiles Éocène à Miocène : 8. Ces chiffres sont assez loin de la réalité chorologique : la région paléarctique domine nettement, mais a été étudiée depuis beaucoup plus longtemps que les autres, et sans doute mieux (encore que la liste doit comprendre quelques synonymes). Cette restriction faite, on constate que les grandes régions biogéographiques ont un peuplement de *Macrocera* sensiblement équivalent. À l'intérieur de ces régions, il existe encore un endémisme prononcé, par exemple en Sibérie, au Japon, dans les sous-régions chilienne et malgache, en Nouvelle-Zélande, etc.

Le plus ancien fossile rapporté aux *Macrocera* est *Sama rustica* Brodie, 1845, du Purbeckien anglais (Jurassique supérieur ou Crétacé inférieur). J'ai déjà dit que cette espèce n'appartenait certainement pas aux Keroplatidae en raison de ses pattes très courtes et de ses ailes très étroites. HONG (*in* HONG, YANG, WANG *et al.*, 1974) a décrit un *Macrocera* de l'Éocène chinois de Fushun. On a déjà vu dans l'Introduction de cette monographie (p. 23) que cet insecte n'appartient pas lui non plus aux Keroplatidae, ni même, probablement, aux Mycetophiloidea. Enfin, plusieurs fossiles de *Macrocera* nous sont connus de l'Oligocène inférieur de l'ambre de la Baltique (MEUNIER, 1899, 1904) et de l'Oligocène supérieur européen (STATZ, 1944). En dehors de trois espèces décrites par MEUNIER et incluses dans le genre *Kelneria* (MATILE, 1981a), ces espèces ne diffèrent en rien des *Macrocera* actuels, de même que plusieurs espèces inédites que j'ai pu examiner. ARMBRUSTER (1938) a décrit *Promacrocera archaica* du Miocène supérieur : outre que ce genre est préoccupé par *Promacrocera* Speiser, il est fondé sur le même caractère (présence de la base du secteur médian) et est certainement, comme lui, synonyme de *Macrocera*.

Il y a grand besoin de réviser les *Macrocera*. Les dernières clés de détermination couvrant l'ensemble des régions paléarctique et néarctique remontent respectivement à LANDROCK (1926) et JOHANNSEN (1909). Les *Macrocera* d'Europe moyenne et septentrionale peuvent s'identifier avec les clés de STACKELBERG, 1969b (partie européenne de l'URSS) et de HUTSON, ACKLAND & KIDD, 1980 (Iles Britanniques), ceux d'Asie paléarctique à l'aide des travaux d'OKADA, 1937a (Japon) et d'OSTROVERCHOVA, 1979 (Sibérie). Pour la région néotropicale, nous disposons de clés de FREEMAN (1951) pour la sous-région chilienne et de LANE (1950a) pour le reste de l'Amérique du Sud. TONNOIR & EDWARDS (1927) ont donné une clé des espèces néo-zélandaises, et MATILE (1988c) des néo-calédoniennes, BRUNETTI (1912) et COHER (1988) de celles vivant dans la sous-région indienne et MATILE (1973a) des espèces afrotropicales. Aucune de ces clés n'est complète pour sa dition, sauf sans doute celles de HUTSON *et al.*, de COHER et de MATILE (1988c). La détermination des *Macrocera* repose donc avant tout sur les descriptions originales et les figures des genitalia mâles lorsqu'elles existent. Par ailleurs, un certain nombre d'espèces ne sont sans doute pas à leur place dans le genre, qui demande à être émendé après une étude attentive région par région.

Les caractères morphologiques du genre *Macrocera* ont été étudiés en détail dans la Première Partie de ce travail sur *M. lutea* et, en ce qui concerne les stades préimaginaux, sur *M. fasciata*. La plupart de ceux mis en évidence sont de

24. Cette fixation, bien que légitime, n'est pas très heureuse, car *M. lutea* est moins répandu que *M. fasciata* et sa larve n'est pas encore connue.

Source : MNHN, Paris

valeur générique ; on se bornera ici á signaler les principales variations qui peuvent se produire au sein de ce vaste genre.

♂♀. — *Tête*. Ocelle médian le plus souvent plus petit que les externes, parfois aussi grand. Flagelle antennaire de 14 articles, sauf chez *M. penicillata* Costa, qui en posséderait 15 (ce fait demande á être contrôlé). Flagelle au moins aussi long que le corps chez le mâle, atteignant parfois quatre ou cinq fois cette longueur ; toujours plus long chez le mâle que chez la femelle, chez cette derniére le plus souvent aussi long que le corps. Articles flagellaires presque toujours cylindriques, mais parfois les flagellomères basaux nettement épaissis ou au contraire, plus rarement, les trois quarts de l'antenne formés par les trois premiers flagelloméres très allongés (*M. pictula* Edw., Brésil ; *M. inaequalis* Freem., Chili). Chez *M. montana* Marsh., de Nouvelle-Zélande, flagellomères basaux couverts d'une longue pubescence, et les deux derniers densément couverts de cils plus longs.

Thorax. — Aire membraneuse sous-scutellaire variable ; ainsi, chez l'espèce-type, sa taille est voisine de celle du scutellum, tandis que chez d'autres espéces, par exemple *M. fasciata*, elle est réduite á une mince bandelette. Scutum avec ou sans soies acrostícales, parfois les dorsocentrales également absentes.

Pattes. — Parfois les fémurs antérieurs avec une rangée interne d'épines (mâle) ou de soies plus longues (femelle) (*M. lutea* Meig., fig. 47 ; *M. africana* Freem.). Tarses : quelquefois derniers tarsomères avec des macrochétes dressés plus épais (STACKELBERG, 1969b).

Ailes hyalines, sans taches, avec une tache discale ou une ombre apicale ou subapicale, ou encore les deux. Parfois vivement colorées (fig. 339-346) de bandes brunes ou de taches circulaires, ou marquées de bandes jaune vif incluant des taches noires (groupe oriento-afrotropical *ephaemaeroformis*). Membrane recouverte ou non de macrotriches. Dans ce dernier cas, les macrotriches peuvent être confinés á la partie distale de l'aile ou la couvrir entiérement, avec tous les stades intermédiaires, mais leur étendue relative est constante au sein d'une même espéce. Costale dépassant le plus souvent largement l'apex de R5, rarement très peu. Sous-costale complète, se terminant sur la costale, sauf chez *M. pulchra* Tonn., de Nouvelle-Zélande, où elle se termine librement ; plus ou moins longue, parfois trés courte et se terminant avant le milieu de la cellule basale. Nervure R1 souvent épaissie á l'apex, parfois trés fortement (fig. 347). Souvent un pli ou une tache allongée entre R1 et R5. Nervure R4 absente chez quelques espéces et aussi, parfois, sur des exemplaires anormaux. Section basale de la médiane á peine indiquée chez le plus grand nombre d'espéces, mais parfois fortement marquée, formant un pli sclérifié divisant la cellule basale en deux (*Promacrocera* Speis. et *Promacrocera* Armbr. ont été établis sur ce caractére, ainsi que, en partie, *Fenderomyia* Shaw). Pétiole de la fourche médiane effacé chez *M. pulchra*. Cu1b et M4 plus ou moins fortement rapprochés á la base. Anale plus ou moins courbée, atteignant en régle générale la marge de l'aile (trés courte chez quelques espéces : *M. pulchra* ; *M. kaingangi* Lane, Brésil).

La femelle de *M. crozetensis* Coll. représente le premier cas connu de brachyptérisme chez les Keroplatidae (voir p. 443), tandis que le mâle a des ailes normales (fig. 348-350). Chez cette femelle, la sous-costale est effacée á l'apex, R1 et R5 sont raccourcies, la fourche médiane est réduite á une seule trace apicale, M4 et Cu1b sont incomplétes au milieu, l'anale est courte et n'atteint pas la marge (MATILE, 1975b). Les antennes sont plus courtes que le corps dans les deux sexes.

Gonostyles mâles (fig. 351-368) le plus souvent terminés par deux dents sclérifiées, parfois trois. Dents absentes chez quelques espéces paléarctiques (*M. aegaea* Mat., fig. 354, *aterrima* Stack., *tusca* Loew, fig. 351). Tergite IX de taille variable (comparer fig. 351 et 352). Exceptionnellement, les dents gonostylaires sont dirigées vers la marge externe (*M. flexa* Ostr. & Isot., *uncinata* Ostr., fig. 355-356), ou sont fortement amincies (*M. simbhanjangana* Coher, *nepalensis* Coher, fig. 366-367), ou de trés grande taille, formant plus du tiers de l'apex du style (*M. kaingangi* Lane, fig. 368). Chez *M. edwardsi* Freem., espéce afrotropicale, les dents sont individualisées comme des épines perpendiculaires l'une á l'autre (fig. 353)[25].

Biologie. — On connaît trés peu de choses

25. FREEMAN (1970) signale chez cette espéce deux longs processus gonocoxaux dorsaux : il s'agit d'un artefact, ces processus représentent les apodémes gonocoxaux, particuliérement robustes chez cette espéce, qui se séparent du phallosome sous l'action de la potasse chaude (ils demeurent en place au traitement á froid).

Source : MNHN, Paris

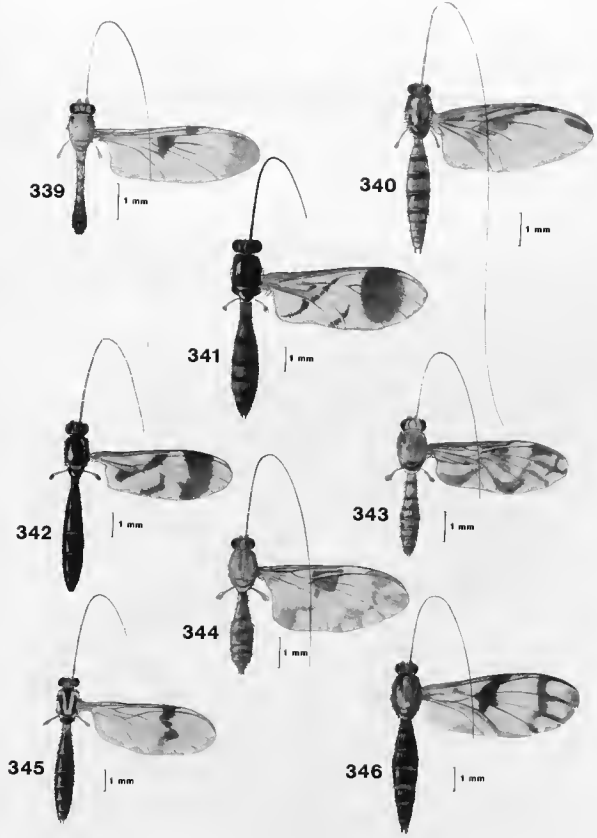


FIG. 339-346. — Variations de l'ornementation alaire chez les *Macrocera* : 339, *M. phalerata* Meig. ; 340, *M. puncticosta* Edw. ; 341, *M. ornata* Brun. ; 342, *M. decorosa* Skusc ; 343, *M. guarani* Lane ; 344, *M. tamoyoi* Lane ; 345, *M. chilena* Freem. ; 346, *M. pictipennis* Mat.

Source : MNHN, Paris

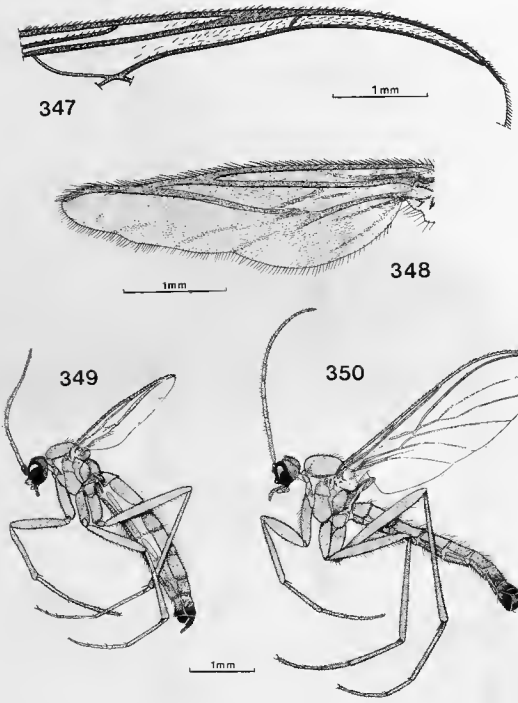


FIG. 347-350. — Genre *Macrocera* : 347, partie antérieure de l'aile de *M. stigma* Curt., avec l'épaississement apical de R1 ; 348, *M. crozetensis* Coll., aile de la femelle ; 349, ♂, femelle, vue latérale ; 350, ♂, mâle, vue latérale.
FIG. 348-350 d'après Matile (1975b).

Source : MNHN, Paris

sur la biologie des *Macrocera*. Les adultes se prennent au filet dans la végétation basse des forêts, dans les creux de rochers, au bord des ruisseaux encaissés, etc. En montagne, ils s'abritent dans les branches basses des mélèzes du côté opposé au vent. Il n'est pas rare de les rencontrer sur les fenêtres des maisons, et ils viennent également aux pièges colorés et au piège de Malaise. Très peu de larves ont été découvertes et menées jusqu'à l'éclosion de l'imago. En région paléarctique, ce sont celles de *M. anglica* Edw., *fasciata* Meig., *phalerata* Meig., *stigma* Curt. et *vittata* Meig., pour lesquelles les renseignements sont fragmentaires. Nous disposons heureusement pour la règion néarctique de l'excellent travail de PECK & RUSSEL (1976), qui donnent le cycle complet de *M. nobilis* John., du moins dans son habitat cavernicole. Il sera

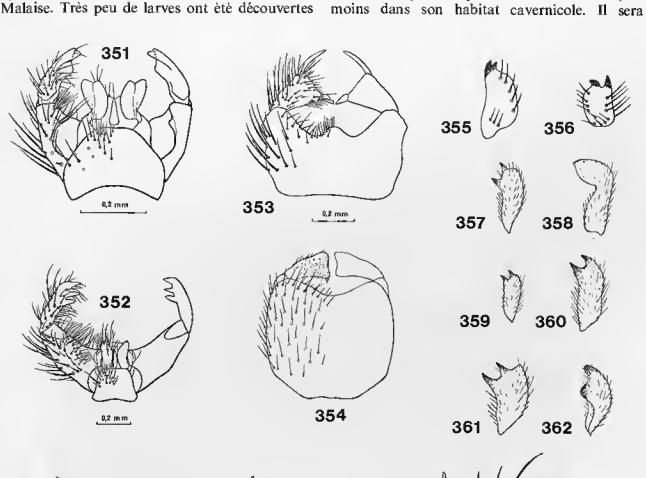


FIG. 351-368. — Variations de l'hypopyge mâle chez les *Macrocera* : 351, *M. tusca* Lœw, hypopyge, vue dorsale ; 352, *M. caudata* Mat., d°, vue dorsale ; 353, *M. edwardsi* Freem., d°, vue ventrale ; 354, *M. aegaea* Mat., d°, vue ventrale ; 355, *M. flexa* Ostr. & Isot., gonostyle ; 356, *M. uncinata* Ostr., d° ; 357, *M. stigma* Curt., d° ; 358, *M. pilosa* Landr., d° ; 359, *M. estonica* Landr., d° ; 360, *M. fasciata* Meig., d° ; 361, *M. inversa* Lœw, d° ; 362, *M. longibrachiata* Landr., d° ; 363, *M. pumilio* Lœw, d° ; 364, *M. fryeri* Edw., d° ; 365, *M. brunnea* Coher, d° ; 366, *M. nepalensis* Coher, d° ; 367, *M. simbhanjangana* Coher, d° ; 368, *M. kalmgangi* Lane.
FIG. 352 d'après Matile (1977a), 354 d'après Matile (1969), 355-356 d'après Ostroverchova (1979), 357-363 d'après Landrock (1926), 364-367 d'après Coher (1963) et 368 d'après Lane (1950a).

Source : MNHN, Paris

résumé ci-dessous, puis je citerai les quelques faits connus pour les espèces paléarctiques, notamment *M. fasciata*.

La répartition géographique de *M. nobilis* se divise en deux zones : les forêts septentrionales ou d'altitude de l'Amérique du Nord, et les grottes plus méridionales et plus basses de ce sous-continent. On ne sait rien de la biologie des populations épigées. Les données qui suivent proviennent des observations effectuées dans de nombreuses grottes américaines par PECK & RUSSEL. La ponte a lieu à toutes périodes de l'année mais est plus fréquente en été. Les œufs sont pondus un à un sur les filaments d'anciennes toiles larvaires ou sur des toiles d'Araignées. PECK & RUSSEL font cependant une étrange observation : d'après eux, la femelle peut tisser une toile ovigère spéciale. Il s'agit d'abord d'un berceau en forme de V dont les extrémités sont distantes de 5 à 15 cm. La femelle fixe ensuite un deuxième fil, au V d'une part, à la paroi de l'autre, formant ainsi un Y au centre duquel l'œuf est pondu. Les auteurs américains ne semblent pas s'être rendu compte de l'importance de cette découverte, à laquelle ils ne consacrent que quelques lignes : en effet, un tel comportement n'est connu chez aucun autre Mycetophiloidea, non plus d'ailleurs que la ponte sur des fils isolés du substrat.

L'éclosion de la jeune larve a lieu deux à trois semaines après la ponte. La larve peut commencer sa toile sur place ou bien la construction peut être précédée d'une phase exploratoire au cours de laquelle la jeune larve recherche un emplacement favorable et peut parcourir plusieurs mètres à cet effet. Elle tisse ensuite une toile formée d'une piste centrale constituée de fils parallèles agglomérés (cette structure se voit bien, pour *M. fasciata*, dans la photographie au microscope électronique à balayage donné par PLACHTER, 1979a, fig. 27). Cette piste est soutenue par un réseau tridimensionnel de filaments. L'ensemble peut s'étendre sur un mètre de long ; les réseaux anciens, quand ils subsistent, sont réutilisés par des générations de larves (ici aussi, il s'agit d'une observation aussi inattendue qu'originale, mais voir note 35, p. 269).

La jeune larve est de couleur bleuâtre et jaune clair. La plus âgée est laiteuse, avec le corps gras d'un jaune vif et le contenu intestinal noir. À l'éclosion, et jusqu'à l'achèvement de sa première toile, la jeune larve se nourrit de toute matière organique qu'elle rencontre à sa portée, et notamment de guano. Elle devient prédatrice dès sa toile terminée. Les proies sont capturées grâce à des filaments-pêcheurs verticaux de 2,5 à 5 cm de long. Des gouttelettes adhésives de sécrétion sont fixées à ces filaments-pêcheurs, ainsi qu'à la piste centrale et aux fils de soutien. Les espèces capturées appartiennent principalement aux Diptères Heleomyzidae. PECK & RUSSEL n'ont jamais observé de larve s'attaquant directement aux Insectes capturés : ceux-ci meurent au contact de la toile, ce qui laisse à penser que les gouttelettes de sécrétion contiennent de l'acide oxalique, comme celles des Keroplatinae. La luminescence a été testée sans résultats. Avant la nymphose, la larve perd sa transparence et s'accroche à sa toile par deux câbles, l'un antérieur, l'autre postérieur. Il n'y a pas de cocon. La vie nymphale dure environ deux semaines.

Les auteurs américains font encore une observation curieuse au sujet du mode d'éclosion : lors de celle-ci, la cuticule nymphale se détache en cercle autour du point de fixation du câble antérieur qui, comme le montrent les photographies, est élargi en V à l'apex, comme chez *Arachnocampa*. Cuticule et partie apicale du câble antérieur forment alors une sorte de ventouse qui, adhérant au thorax, maintient l'imago suspendu tandis qu'il achève de s'extraire de l'enveloppe nymphale. Ainsi l'insecte immature demeure-t-il fixé par le thorax et l'extrémité de l'abdomen jusqu'à ce que ses téguments aient durci. Ceci prend de huit à douze heures, après quoi l'imago s'envole en brisant successivement ses points d'attache antérieur et postérieur. La durée de la vie imaginale n'est pas connue mais doit être courte. Les accouplements se produisent toute l'année, dans les zones crépusculaires et d'entrée seulement, ce qui laisse supposer qu'un minimum de lumière est indispensable au rapprochement des sexes.

Quant à *M. fasciata*, c'est une espèce commune dans toute la région paléarctique, de l'Europe du Nord à l'Afrique du Nord et des Iles Britanniques au Japon. On sait depuis ENSLIN (1906) qu'elle peut coloniser les cavités artificielles et naturelles ; une colonie a même été découverte dans une cave en plein centre de Londres, où elle cohabitait avec *Speolepta leptogaster* (Mycetophilidae Gnoristinae) (LAURENCE, 1982). Les observations suivantes sont prises

Source : MNHN, Paris

chez ENSLIN (*op. cit.*), MANSBRIDGE (1933), MATILE (1970b) et PLACHTER (1979a, b). S'y ajoutent quelques données personnelles non publiées.

La larve âgée peut atteindre 2,5 à 3 cm. La tête est brun clair avec les pièces buccales et le postocciput brun sombre. Le reste du corps est laiteux, translucide, les deux tiers postérieurs, sauf le dernier segment, laissant apparaître une masse de corps gras d'un jaune brillant sous laquelle le contenu intestinal, brun, apparaît par places. J'ai eu sous les yeux un échantillon permettant de reconnaître dans la partie antérieure du tube digestif de nombreux fragments de Sciaridae, reconnaissables aux segments de pattes et d'antennes, tous découpés à la même longueur, correspondant à l'écartement maximal des mandibules. La toile est diffuse, et parsemée de gouttelettes régulières (fig. 369). Arrachée à sa toile, la larve se roule en boule et ceci a souvent pour effet de dissimuler au moins en partie sa coloration jaune. Elle a le réflexe de se laisser tomber, toujours en boule, lorsque l'on provoque la rupture de sa piste centrale. Ceci rend particulièrement délicate la recherche d'un individu échappé à la pince ou au pinceau[26].

La nymphe se trouve sur une courte piste centrale amarrée par quelques fils et entourée de nombreuses gouttelettes serrées. Il n'y a donc pas de cocon de nymphose. D'après ENSLIN, la durée de la vie nymphale est de huit jours. Je ne dispose pas de suffisamment d'informations pour préciser si les larves occupent les cavernes toute l'année. Je comptais suivre régulièrement une colonie assez importante dans une carrière du Maine-et-Loire, mais un effondrement, en ouvrant une cheminée, en a complètement changé le microclimat et la population de *M. fasciata* a disparu l'année même qui a suivi sa découverte. J'ai trouvé sous terre des larves en avril, mai et septembre, des nymphes en juillet. En ce qui concerne les imagos épigés, ils apparaissent en avril en Europe occidentale. Ils disparaissent en novembre, avec un net maximum de captures de juin à septembre. MADWAR (1935) a brièvement décrit la biologie de *M. anglica*, dont il a découvert les larves en Grande-Bretagne, sous l'écorce détachée de souches de Chêne, Frêne et

FIG. 369. — Larve de *Macrocera fasciata* Meig. dans sa toile suspendue à la voûte d'une carrière souterraine.

26. Certaines larves de Mycetophilidae du genre *Sciophila*, vivant également dans une toile, montrent un véritable comportement de thanatose à la rupture de cette toile ; capturées à la pince souple, elles se laissent pendre comme si elles avaient été endommagées par maladresse : je m'y suis laissé prendre plus d'une fois, plongeant dans l'alcool une larve que je croyais avoir blessée.

Source : MNHN, Paris

Orme. Ces toiles atteignent 12 cm de long et ne diffèrent pas de celles décrites ci-dessus. Il est à noter que l'analyse du contenu du tube digestif a révélé, outre des débris d'Insectes, des spores de Champignons.

MANSBRIDGE (1933) décrit la larve de *M. stigma*, également de Grande-Bretagne. Sa coloration est semblable à celle de *M. fasciata*. Elle vit sous des souches et des rochers, la toile s'étendant aux cavités du sol situées immédiatement en-dessous. MANSBRIDGE a remarqué à deux reprises une petite Araignée indéterminée cohabitant avec une larve de *M. stigma*; elle était capable de se déplacer dans la toile sans s'y engluer. MANSBRIDGE a observé comme proie une Chrysoméle. Au laboratoire, il a nourri avec succès ses larves avec de petits vers de la famille des Enchytraeidae. Au contact de la toile, ces vers mouraient aussi vite qu'avec celle des larves du groupe *Orfelia* étudiées par MANSBRIDGE, ce qui lui laisse à penser que les toiles de *Macrocera* contiennent également de l'acide oxalique. Ce même auteur a également trouvé une nymphe de *M. vittata*, en cohabitation avec *M. fasciata* sous le tronc d'un Orme coucbé dans les herbes hautes et partiellement enterré. Cette nympbe se distinguait de celle de *M. fasciata* par sa coloration d'un violet profond. *M. vittata* a été découvert en Allemagne par PLACHTER, qui note que la toile est relativement peu développée et à gouttelettes clairsemées. PLACHTER décrit aussi brièvement la toile de *M. phalerata*, de grande étendue, avec une piste centrale portant de grosses gouttelettes visqueuses, l'ensemble ressemblant au réseau tissé par la larve d'*Urytalpa ochracea*.

PLACHTER (1981) observe aussi l'œuf et la ponte de *M. stigmoides* Edwards. Les œufs, blancs et adhésifs, sont pondus irrégulièrement par paquets de 10 á 30. Leur chorion est d'abord souple, puis élastique ; les œufs s'assombrissent progressivement. Le chorion est formé d'une seule couche relativement épaisse (1,3-2,7 µm), dépourvue de pores et de canaux. L'existence d'un mince endochorion n'est pas certaine. Le micropyle est fermé par un disque plat. La ponte d'une femelle était de 80-90 œufs.

Ce n'est qu'en 1970 que fut révélée la présence du genre *Macrocera* dans l'Antarctique, plus précisément à Possession, dans l'Archipel Crozet. L'espéce, *M. crozetensis*, fut décrite par COLLESS (1970b) sur deux mâles seulement. Trois ans plus tard, Ph. DREUX et L. DAVIES découvraient les femelles, remarquables par leur brachyptérisme (MATILE, 1975b). Lors de la campagne 1978-1979, L. DAVIES a réussi á découvrir une larve de cette espéce : elle tissait sa toile sous une pierre profondément enfoncée. Selon DAVIES (*comm. pers.*, 1979) elle était immédiatement reconnaissable comme larve de *Macrocera*, et son comportement était identique á celui des représentants britanniques de ce genre qu'il avait pu observer ; le corps était rose marqué de jaune.

Des observations qui précédent, il apparaît que les larves de *Macrocera* se reconnaissent aisément sur le terrain á leur grande taille, leurs téguments transparents laissant apercevoir des masses de tissu adipeux vivement colorées, et à leur toile diffuse, irrégulière, s'étendant largement dans les trois dimensions et à gouttelettes de sécrétion éparses (sauf les populations cavernicoles à toiles pendantes, *cf.* fig. 369). Les larves de *Keroplatini* peuvent elles aussi atteindre de grandes tailles, mais elles sont aplaties et non cylindriques ; leurs toiles sont au moins en partie constituées de zones laminaires plus larges que le diamétre du corps, ce qui n'est jamais le cas chez *Macrocera*. Les toiles du groupe *Orfelia* sont en général moins diffuses et moins étendues. Pour ces raisons, j'attribue sans hésitation à un *Macrocera* une larve trouvée en République Centrafricaine (Station expérimentale du Muséum à La Maboké). Elle occupait des galeries terreuses abandonnées par des Termites dans un tronc pourri. Cette larve mesurait plus de 3 cm et vivait dans une grande toile á gouttelettes nombreuses. Une de ses proies fut un petit Diplopode qu'elle put couper en deux et vider. Je n'ai malheureusement pas pu la mener jusqu'á l'éclosion.

Répartition. — Cosmopolite, de l'Arctique á l'Antarctique.

Matériel examiné. — J'ai eu sous les yeux environ la moitié des espéces décrites, ainsi que quelques espéces inédites, principalement tropicales.

Source : MNHN, Paris

GENRE PARAMACROCERA EDWARDS

Paramacrocera Edwards *in* TONNOIR & EDWARDS, 1927 : 779. Espèce-type : *Paramacrocera brevicornis* Edwards, 1927, par désignation originale.

Ce genre a été établi pour une espèce néo-zélandaise qu'EDWARDS a classée dans les Macrocerinae en raison de la présence de longues soies anépisternales, d'un peigne tibial antérieur, d'un empodium et de pulvilles, et de l'absence de soies tibiales. EDWARDS soulignait aussi l'absence de « sillons longitudinaux » qui la distinguait des *Macrocera*. On a vu que ces « sillons » sont les sutures délimitant le sclérite cérébral par lequel les Macrocerinae sont définis. Un sclérite cérébral existe bien chez *Paramacrocera*, mais il est incomplet (MATILE & VOCKEROTH, 1980). La présence de ce sclérite a également échappé à FREEMAN (1951) lors de la description d'une deuxième espèce de *Paramacrocera*, de la sous-région chilienne, *P. anomala*, distincte de *P. brevicornis* par la nervure anale complète et l'absence de macrotriches alaires. L'examen des deux espèces connues de ce genre, ainsi que de quatre espèces inédites d'Australie et d'une de Colombie (décrite plus loin sous le nom de *P. lanei* n. sp.), m'amène à le séparer en deux sous-genres distincts, *Paramacrocera s. str.* et *Freemaniola* n. subg.

SOUS-GENRE PARAMACROCERA S. STR.

♂. — *Tête* (fig. 370-371) aussi haute que large. Un sclérite cérébral distinct, saillant de l'occiput en arrière et du front en avant, mais les sutures latérales largement effacées sur une bonne distance en arrière des ocelles. Un sillon médian distinct, prenant naissance de part et d'autre du calus ocellaire médian et prolongé jusqu'à la base du foramen magnum. Occiput et cérébral à soies couchées, deux ou trois paires de longues soies occipitales supra-oculaires, des pré-ocellaires plus longues (espèces australiennes) ou non (espèce-type). Trois ocelles, chacun sur un calus, le médian à peine plus petit que les latéraux chez l'espèce-type, nettement plus petit chez les autres. Yeux occupant plus des deux tiers de la face latérale de la tête, régulièrement et peu profondément échancrés au niveau des antennes ; pilosité fine et courte. Front court et large, pas de calus latéraux, sillon médian peu distinct. Antennes de 2+14 articles, insérées distinctement au-dessous du milieu de la tête chez l'espèce-type, au milieu chez les espèces australiennes. Flagelle un peu plus long que la tête et le thorax réunis. Scape et pédicelle plus développés que les flagellomères mais non globuleux ou discoïdes, pourvus de soies courtes. Premier flagellomère bien plus long que large, les autres rectangulaires allongés, les quatre ou cinq premiers deux fois plus longs que larges ; des macrochètes dorsaux et quelques ventraux (fig. 372). Face réduite à une mince bandelette transversale élargie latéralement entre l'articulation antennaire et les marges oculaires. Clypéus plus large que haut, petit, saillant, portant quelques soies. Trompe courte, labelles biarticulées. Palpes petits, de 1+4 articles, les palpomères monoliformes, y compris le dernier.

Thorax (fig. 373). — Prothorax petit, réduit dorsalement à une bandelette transverse ; prosternum dénudé. Angle postéroventral du proépimère situé un peu au-dessous de la suture anapleurale. Scutum relativement bombé, dénudé, sauf une rangée unisériée de soies acrosticales, parfois réduite à quelques soies postérieures, deux rangées de dorsocentrales et des soies latérales plus longues. Dans le tiers postérieur, les soies scutales sont plus nombreuses et plus longues. Scutellum de taille moyenne, semi-circulaire, dépourvu de soies marginales mais portant une ou deux paires de longues soies (aussi longues que la paire scutale préscutellaire), proches de la ligne médiane et en position subdiscale. Médiotergite élevé, dénudé, à peine saillant en arrière du scutellum, anguleux arrondi au niveau du tiers ventral. Zone membraneuse sous-scutellaire réduite à une étroite bandelette. Anépisterne formant un dièdre à arête peu prononcée, pas de fissure anépisternale. La face antérodorsale porte quelques longues soies largement séparées, parfois une ou deux seulement. Suture médiopleu-

Source : MNHN, Paris

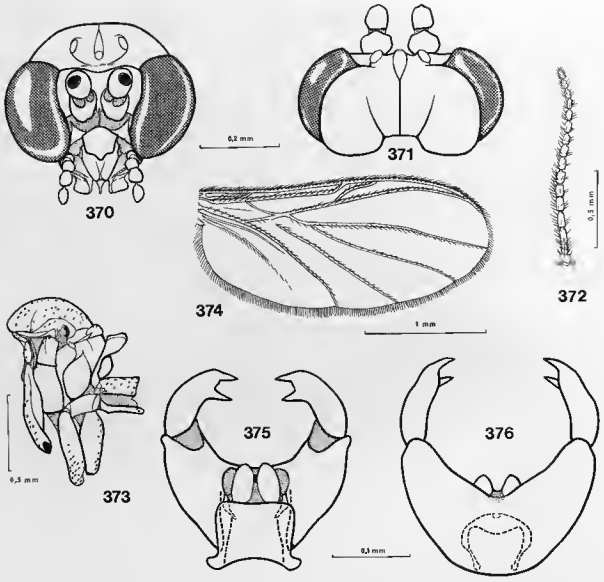


FIG. 370-376. — *Paramacrocera (P.) brevicornis* Edw. : 370, tête, vue frontale ; 371, ♂, vue dorsale ; 372, antenne ; 373, thorax, hanches et segment abdominal I, vue latérale ; 374, aile, face dorsale ; 375, hypopyge mâle, vue dorsale ; 376, ♂, vue ventrale.

rale peu sinueuse, fosse médiopleurale peu marquée. Mésépimère réduit dans sa partie médiane, puis légèrement élargi ventralement. Katépisterne grand, séparant largement les hanches antérieures des médianes. Latérotergite subvertical, bien développé, légèrement saillant, portant dorsalement une zone de pilosité très fine, dressée. Métépisterne nu, bien plus large que haut.

Pattes. — Hanches I plus longues que les deux autres, les postérieures un peu plus courtes que les médianes. Hanches I ciliées á la face antéroexterne, une seule longue soie postérieure ; II ciliées à la face externe et à l'apex de la face antérieure, quelques longues soies postérieures. Hanches III avec une rangée de longues soies le long du bord postérieur de la face externe et quelques postérieures longues. Fémurs normaux, peu épaissis, les soies ventrales un peu plus longues que les dorsales ; zone dénudée ventrale limitée à une étroite bande antéroventrale. Sur le seul exemplaire disponible de *P. brevicornis*

Source : MNHN, Paris

(l'holotype), ne subsistent que la patte I complète et les fémurs II-III. Tibia I à ciliation irrégulière courte et couchée, peigne tibial bien développé, pas de zone sensorielle distincte. Protarse I plus court que le tibia, non spinuleux dessous. Empodium et pulvilles bien développés, griffes courtes et simples. Chez les autres espèces, pattes II-III comme les antérieures, les protarses plus courts que les tibias correspondants. Éperons 1 : 2 : 2, les II-III subégaux, un peu plus longs que le diamètre apical des tibias. Protarses non spinuleux.

Ailes (fig. 374) larges, plus longues que l'abdomen, angle anal arrondi. Membrane couverte de macrotriches, ceux-ci plus rares dans la cellule basale, absente entre la costale et R1. Costale n'atteignant pas tout à fait l'apex de l'aile, dépassant nettement l'embouchure de R5. Sous-costale courte, dépassant à peine le niveau de la base de Rs chez l'espèce-type, se terminant bien avant ce niveau chez les espèces australiennes ; sc2 absente. Nervure R1 un peu plus longue que la moitié de l'aile. R4 présente, longue, fortement oblique, peu éloignée de l'apex de R1. R5 rectiligne dans sa première section, fortement courbée dans la seconde. Cellule basale incomplètement divisée en deux par la base de M, celle-ci indiquée sous forme d'un pli simple, non sclérifié. Fusion radiomédiane bien plus courte que le pétiole de la fourche médiane, celui-ci très long chez l'une des espèces australiennes (espèce A). M4 plus ou moins nettement interrompue à la base. Cu1b à peine courbée, légèrement convergente avec M4 à la base. Cu2 longue mais très peu sclérifiée. Anale largement effacée avant la marge de l'aile.

Ciliation des nervures longue, plus longue que l'épaisseur des nervures elles-mêmes. Face dorsale : toutes les nervures ciliées sauf Rs et Cu2. Face ventrale : toutes les nervures ciliées sauf Rs et Cu1b, cette dernière dépourvue de soies sur toute sa longueur.

Abdomen. — Allongé et cylindrique. Segment VIII bien visible, sa moitié basale enfoncée sous le VII, le segment presque aussi long que ce dernier.

Genitalia mâles. — Les espèces australiennes sont très différentes de l'espèce-type dans les détails, et sont nettement plus ornementées. Chez *P. brevicornis*, le tergite X est carré, prolongé à la base par deux apodèmes latéraux bien sclérifiés s'articulant avec la base des gonocoxopodites (fig. 375). Cerques petits, hypoproctе réduit à une mince bandelette. Gonocoxopodites comme chez *Macrocera*, mais le synsclérite portant ventralement une toute petite zone membraneuse apicale sur la ligne médiane (fig. 376). Sternite IX absent ou fusionné avec le synsclérite. Gonostyles simples, à insertion latérale, bidentés à l'apex. Phallosome avec un anneau basal bien sclérifié.

Les espèces australiennes seront décrites par mon collègue et ami Donald Colless, qui a bien voulu m'en communiquer des spécimens ; ils s'écartent du plan de *P. brevicornis* de la façon suivante :

Espèce A (fig. 377) : tergite IX transverse. Marges apicales dorsale et ventrale du synsclérite gonocoxal réunies en un petit tubercule médian. Gonostyles élargis en lame triangulaire portant de fortes soies noires apicales et dorsales.

Espèce B (fig. 378) : tergite IX transverse, les marges antérieure et postérieure fortement concaves. Synsclérite gonocoxal : marge apicale ventrale rebordée en une zone subquadrangulaire portant deux longs processus pointus, fortement sclérifiés, réunis à la base sur la ligne médiane ; également deux petits lobes latéraux ciliés à l'apex. Gonostyles épaissis, leur face interne couverte de fortes épines noires ; un petit lobe basal portant trois épines.

Espèce C (fig. 379) : tergite IX transverse. Gonostyles profondément bilobés, le lobe ventral divisé à son tour en trois digitations dont l'une est large et fortement sclérifiée, les deux autres minces et munies d'une soie apicale ; également une forte épine basale.

Espèce D (fig. 380) : tergite IX transverse, le disque portant une large zone membraneuse en losange ; latéralement, deux lobes prononcés, ciliés à l'apex d'un bouquet de soies noires. Gonostyles avec deux séries d'épines apicales. Distiphallus fortement sclérifié et portant une grosse touffe de soies apicales noires et serrées.

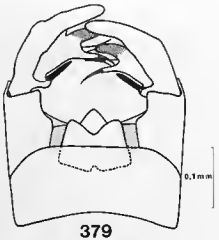
Femelle, larve et biologie inconnues.

Répartition. — Région australasienne (Australie, Nouvelle-Zélande).

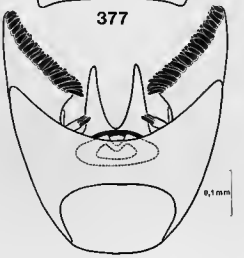
Matériel examiné. — L'espèce-type et les quatre espèces australiennes inédites mentionnées ci-dessus.

Source : MNHN, Paris

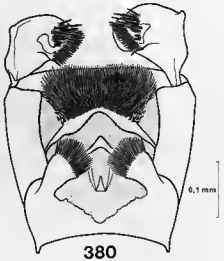
377



379



378



380

FIG. 377-380. — Hypopyge mâle des *Paramacrocera* australiens, vue dorsale : 377, espèce A ; 378, espèce B ; 379, espèce C ; 380, espèce D.

SOUS-GENRE **FREEMANIOLA** N. SUBG.

Espèce-type : *Paramacrocera anomala* Freeman, 1951.

♂. — Diffère du sous-genre nominal par les caractères suivants :

Tête (fig. 381-383). — Sillon médian du sclérite cérébral incomplet en arrière. Sillon frontal médian net et profond.

Thorax (fig. 384). — Scutellum nu sur le disque, mais bordé de courtes soies marginales. Fosse médiopleurale plus profonde. Latérotergite à grand axe nettement oblique. Métépisterne presque aussi large que haut.

Pattes. — Hanches antérieures avec plusieurs longues soies postérieures. Éperons postérieurs doubles de la largeur apicale du tibia. Protarse II-III avec quelques macrochètes saillants de la villosité mais ne formant pas de rangée distincte.

Ailes (fig. 385). — Membrane entièrement dépourvue de macrotriches. Angle anal plus prononcé. Sous-costale longue, se terminant sur la costale au niveau de l'apex de la fusion radiomédiane chez l'espèce-type, mais pas plus longue chez *P. lanei* que chez *brevicornis*. M4 faible à la base mais cependant distincte à ce

Source : MNHN, Paris

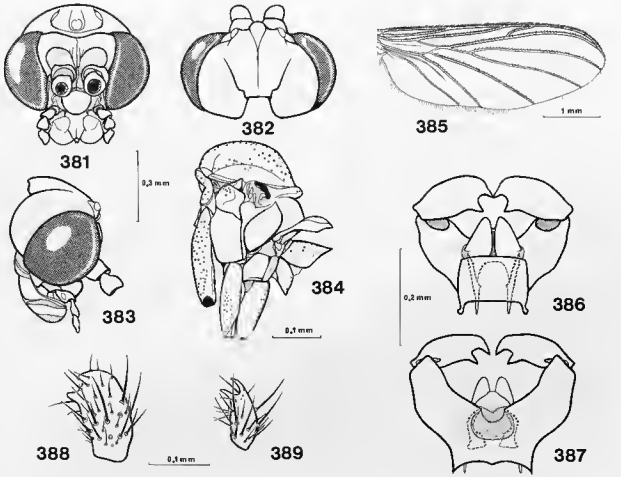


FIG. 381-389. — *Paramacrocera* du sous-genre *Freemaniola* : 381, *P. anomala* Freem., tête, vue frontale ; 382, d°, vue dorsale ; 383, d°, vue latérale ; 384, d°, thorax, hanches et segment abdominal I, vue latérale ; 385, d°, aile, face dorsale ; 386, d°, hypopyge mâle, vue dorsale ; 387, d°, vue ventrale ; 388, d°, gonostyle, vue dorsale oblique ; 389, *P. lanei* n. sp., d° (holotype).

niveau. Anale atteignant nettement la marge de l'aile, toutefois plus faible à ce niveau.

Ciliation, face dorsale : toutes les nervures ciliées sauf la base de Cu1b. Face ventrale : toutes les nervures ciliées, sauf Cu2.

Genitalia mâles (fig. 386-387). — De type *Macrocera* comme chez *P. brevicornis*. Cerques et hypoproctе beaucoup plus grands, ce dernier entièrement sclérifié. Face ventrale du synsclérite gonocoxal portant une large zone membraneuse apicale. Phallosome mieux développé, apodèmes gonocoxaux dépassant la base du synsclérite.

Femelle, larve et biologie inconnues.

Répartition. — Région néotropicale (Argentine, Colombie).

Matériel examiné. — L'espèce-type et une espèce inédite décrite ci-dessous.

Paramacrocera (Freemaniola) lanei n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 2,5 mm. Couleur de fond rousse. Occiput et cérèbral brun-noir, antennes jaunes, face et pièces buccales rousses, palpes bruns. Premier tergite abdominal étroitement noirci à l'apex. Ailes jaunâtres, éperons tibiaux noirs, hypopyge jaune.

Hypopyge très voisin de celui de *P. anomala*, gonostyles proportionnellement plus minces, dents apicales moins massives (comparer fig. 388-389).

Holotype mâle. — Colombie, 6 mi W of Cali. Valle, 1 630 m, 20.03.1955 (*E. I. Schlinger & E. S. Ross*). L'holotype se trouvait dans la Collection Lane, au Musée de Zoologie de São Paulo et lui sera retourné ; il appartient à la Californian Academy of Sciences, San Francisco. LANE avait reconnu ce spécimen comme appar-

Source : MNHN, Paris

tenant à une espèce inédite de *Paramacrocera*. *P. anomala* Freem. diffère de *P. lanei* par sa taille plus grande, sa teinte générale d'un brun sombre ou d'un noir luisant, y compris les hanches II-III (hanches I et reste des pattes jaunes, éperons jaunes).

Genre Vockerothia n. gen.

Espèce-type : *Vockerothia frontalis* n. sp.

Je propose ce nouveau genre pour une espèce péruvienne caractérisée par l'absence d'ocelles, le front particulièrement bien développé, envahissant le vertex, et le sclérite cérébral incomplet en avant. Elle m'a été communiquée par mon collègue et ami R. Vockeroth, qui a bien voulu m'en abandonner la description, et à qui je suis heureux de dédier ce taxon très particulier (genre : féminin).

♂. — *Tête* (fig. 390-392) plus large que haute. Sclérite cérébral incomplet, réduit à une zone limitée en arrière et latéralement par deux sutures divergentes partant du foramen magnum. Pas d'ocelles. Yeux grands, occupant plus des deux tiers de la face latérale de la tête, légèrement échancrés au niveau de l'insertion des antennes, longuement pileux. Front extraordinairement développé, remontant sur le vertex jusqu'au niveau auquel se trouveraient normalement les ocelles. Pas de sillon médian. Antennes allongées, progressivement amincies, formées de 2+14 articles. Scape et pédicelle petits, globuleux. Premier flagellomère six fois plus long que

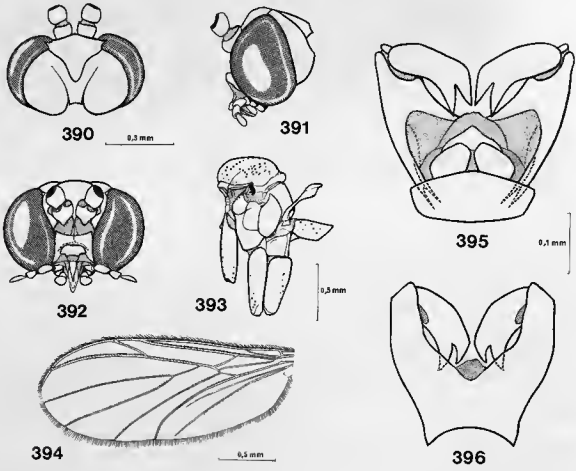


Fig. 390-396. — *Vockerothia frontalis* n. gen., n. sp. : 390, tête, vue dorsale ; 391, ♂, vue latérale ; 392, ♂, vue frontale ; 393, thorax, hanches et segment abdominal I, vue latérale ; 394, aile, face dorsale ; 395, hypopyge mâle, vue dorsale ; 396, ♂, vue ventrale.

Source : MNHN, Paris

large, les suivants quatre fois plus longs que larges. Flagellomères ciliés, les cinq premiers ne montrant qu'un ou deux cils á la face ventrale, les suivants à ciliation complète ; pas de macrochétes différenciés. Face normale, clypéus petit et saillant. Palpes petits, de 1+4 articles, les trois premiers palpomères monoliformes, le quatriéme légérement allongé. Trompe bien plus courte que les palpes, labelles distinctement biarticulées.

Thorax (fig. 393). — Prothorax normal, prosternum nu ; angle postéro-ventral du proépimère nettement en-dessous de la suture anapleurale. Scutum grand, peu bombé, portant une rangée de soies acrosticales et deux rangées de dorsocentrales, les trois rangées formées de soies longues. Des soies latérales plus longues encore. Scutellum petit, transverse arrondi, portant deux paires de longues soies apicales, le disque nu. Zone membraneuse sous-scutellaire en bandelette étroite. Médiotergite haut, peu saillant en arriére du scutellum, non anguleux á l'apex, dénudé. Pleures nues, sauf quelques soies á l'angle dorsal de l'anépisterne, ce dernier non distinctement en diédre et dépourvu de fissure. Mésépimére élargi vers l'avant, où il empiéte largement sur le katépisterne, qui se trouve ainsi fortement rétréci en haut. Inversement, le katépisterne rejoint ventralement le latérotergite, et ainsi le mésépimère est interrompu avant le niveau de l'extrémité ventrale du latérotergite. Métépisterne plus large que haut.

Pattes. — Hanches subégales. Hanches I ciliées á la face antérieure et á l'apex de la face externe ; une longue soie postérieure apicale. Hanches II ciliées á l'apex de la face antérieure et sur les deux tiers apicaux de la marge antérieure de la face externe ; pas de soies postérieures. Hanches III avec seulement une rangée de soies le long de la marge postérieure de la face externe, pas de soies postérieures. Fémurs normaux, ciliation dispersée, relativement longue, beaucoup plus longue encore le long du bord ventral ; une bande dénudée subventrale. Tibias longs et gréles, plus longs que les fémurs. Microchétes couchés, irrégulièrement disposés. Tibias I sans zone sensorielle distincte. Éperons 1 : 2 : 2, petits, ne dépassant pas la largeur apicale des tibias. Peignes tibiaux 1 ; 0 ; 0. Griffes simples, trés finement dentées á la base, pulvilles extrémement réduites.

Ailes (fig. 394) allongées, dépourvues de macrotriches en dehors des nervures. Angle anal trés ouvert, arrondi et non á angle droit. Costale dépassant largement l'embouchure de R5 et atteignant l'apex de l'aile. Sous-costale courte, se terminant au niveau de la base de Rs ; sc2 absente ou réduite á une trace á peine discernable. R1 subrectiligne, dépassant largement le niveau du milieu de l'aile. R4 présente, longue, oblique, faiblement courbée. Cellule basale de taille normale, coupée en deux par la base de la médiane, bien visible mais peu sclérifiée. Pétiole de la fourche médiane court, mais double de la fusion radiomédiane. M4 et Cu1b non distinctement rapprochées á la base. Cu2 longue. Anale atteignant la marge de l'aile sous forme de trace.

Ciliation, face dorsale : R1, R4, R5, frm, M1, M2, M4, Cu1b et An. Face ventrale : apex de R1, R4, R5, M1 et M2.

Abdomen trés allongé, subcylindrique. Segment I de longueur moyenne, II et III trés longs, les suivants de taille décroissante, les huit segments prégénitaux visibles.

Genitalia mâles (fig. 395-396). — Hypopyge simple, de type *Macrocera*. Tergite IX petit, transverse, laissant libre dorsalement la plus grande partie du synsclérite gonocoxal. Cerques petits, hypoprocte un peu plus grand, bien sclérifié, dépassant les cerques en arriére. Sternite IX absent ou fusionné au synsclérite gonocoxal. Gonocoxopodites largement divergents, tubulaires, fusionnés á la base ventralement. Gonostyles simples, á insertion latérale, bidentés á l'apex, entiérement rentrés dans l'échancrure gonocoxale au repos. Phallosome petit et membraneux.

Femelle, larve et biologie inconnues.

Répartition. — Région néotropicale (Pérou).

Matériel examiné. — Les deux exemplaires connus de l'espèce-type, décrite ci-dessous.

Vockerothia frontalis n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile ; 0,8 mm. Caractéres morphologiques comme dans la diagnose du genre. Corps brun, hypopyge brun noirâtre, pattes jaunâtres, les tibias et les tarses assombris par la pilosité ; ailes uniformément grisâtres.

Holotype mâle : Pérou, Tingo Maria, Huanuco, 800 m, 5-9.04.1963 (*L. Peña*) ; un para-

Source : MNHN, Paris

type mâle : Pérou, Avispas, Madre de Dios, 400 m, 1-15.10.1962 (*L. Peña*). Holotype *in* Canadian National Collection, Ottawa, paratype au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

DESCRIPTION DES GENRES DE ROBSONOMYIINI

Genre Kelneria Matile

Kelneria Matile, 1979a : 38. Espèce-type : *Kelneria setosa* Matile, 1979a, par désignation originale.

J'ai proposé ce genre pour une espèce inédite de l'ambre de la Baltique, *K. setosa*, ainsi que pour trois espèces décrites par Meunier (1904) dans le genre *Macrocera*, également de l'ambre balte. Je soulignais alors combien était exceptionnelle la réduction des gonostyles des mâles de *Kelneria*, et les affinités que montrait ce genre avec deux taxa inédits, l'un néarctique, l'autre oriental (Matile, 1979a). Ces affinités étaient surtout établies sur le fait que le sclérite cérébral était, dans les trois genres, séparé du reste de la tête par une zone membraneuse. J'y ajoutais deux autres apomorphies, la brièveté de la nervure R1 et la réduction de la cellule basale.

Le genre néarctique a été décrit ultérieurement sous le nom de *Robsonomyia* (Matile & Vockeroth, 1980). Je propose ici le nom de *Srilankana* n. gen. pour celui de la région orientale. Les relations phylogénétiques de ces trois genres ont déjà été évoquées (Matile, 1984a), tandis que celles qu'ils présentent avec un genre de *Robsonomyiini* qui m'était alors inconnu, *Micrepimera* n. gen., seront étudiées dans la Partie phylogénétique du présent travail.

♂♀ (habitus : fig. 397). — *Tête* (fig. 398-399) plus large que longue. Un sclérite cérébral arrondi en arrière, non saillant au-dessus du foramen magnum, portant un sillon sagittal complet, des soies courtes et clairsemées, ainsi qu'une rangée de soies postocellaires plus longues. Cérébral séparé du sclérite frontal par un espace membraneux bien distinct. Trois ocelles, le médian plus petit que les externes. Yeux légèrement émarginés au-dessus des antennes, pilosité très courte. Antennes (fig. 400) de 2+14 articles, le scape et le pédicelle globuleux, le scape plus petit. Flagelle filiforme, un peu plus long que la tête et le thorax ensemble, le dernier flagellomère apiculé à l'apex. Pas de macrochètes antennaires, microchètes très courts (*K. abundare, filiformis*), courts (*setosa*) ou au contraire aussi longs que la largeur des flagellomères (*ciliata*). Face normale, clypéus plus large que haut. Palpes longs et minces, de 1+4 articles, le dernier allongé et filiforme, de quatre à six fois plus long que large. Trompe normale, labelles distinctement biarticulées.

Thorax. — Prothorax normal, prosternum dénudé. Scutum large, peu bombé, portant de chaque côté de la ligne médiane une rangée de longues soies acrosticales, bisériées en avant, plus courtes que les dorsocentrales chez l'espèce-type, aussi longues chez les autres espèces. Soies scutales latérales et prescutellaires très longues. Scutellum semicirculaire, nu sur le disque, bordé de longues soies apicales, aussi longues que les prescutellaires, et auxquelles s'ajoutent deux soies externes bien plus courtes. Médiotergite subvertical, non saillant en arrière du scutellum, dénudé. Anépisterne portant quelques soies antérodorsales presque aussi longues que les scutales marginales. Mésépimère fortement rétréci entre le mésokatépisterne et le latérotergite, celui-ci dénudé. Suture médiopleurale subrectiligne, fosse médiopleurale peu marquée. Métépisterne bien plus haut que large.

Pattes. — Hanches normales, la paire postérieure la plus courte, mais l'antérieure à peine plus longue que la médiane. Hanches I avec de longues soies sur toute la face antérieure et l'arête antéroexterne, quelques soies postérieures apicales. Hanches II avec une touffe de longues soies antérieures et externes, pas de postérieures. Hanches III avec une rangée le long du bord postérieur de la face externe, pas de postérieures. Fémurs portant des soies ventrales longues et une bande dénudée subventrale. Tibias et tarses hérissés de longues soies irrégulièrement disposées (fig. 402), pas de macrochètes mais, sur certains exemplaires, on peut cependant consta-

Source : MNHN, Paris

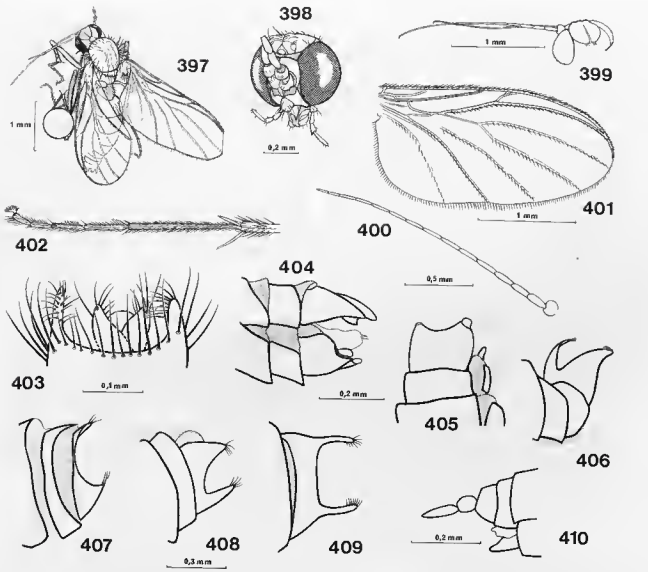


FIG. 397-410. — Genre *Kelneria* : 397, *K. setosa* Mat., aspect de l'holotype (le cercle représente une bulle d'air dans l'ambre) ; 398, d°, tête vue de trois quarts ; 399, d°, vue paradorsale montrant le sclérite cérébral et son sillon ; 400, d°, antenne ; 401, d°, aile, face dorsale ; 402, d°, extrémité du tibia et tarse de la patte III ; 403, d°, hypopyge mâle, vue dorsale ; 404, *K. abundare* (Meun.), apex de l'abdomen d'un mâle, vue latérale (reconstitution) ; 405, *K. ciliata* (Meun.), hypopyge mâle, vue paraventrale ; 406, *K. abundare*, mâle, tergite IX ; 407, *K. ciliata*, d° ; 408, *K. filiformis* (Meun.), d° ; 409, *K. setosa*, d° ; 410, terminalia femelles, vue latérale. Toutes les fig. d'après Matile (1979a).

ter qu'une rangée de microchètes dorsaux, pas plus longs que les autres mais plus épais et plus sombres, s'étend sur la moitié apicale du tibia postérieur. Zone sensorielle du tibia antérieur bien développée. Tarses avec quelques soies ventrales plus fortes et plus dressées que les autres. Protarse I bien plus court que le tibia, ce dernier plus court que le fémur. Peignes 1 : 0 : 0, le peigne antérieur petit, formé par la dernière rangée de microchètes de la zone sensorielle. Tibia II un peu plus court que le fémur, III un peu plus long. Éperons 1 : 2 : 2, les externes II-III subégaux aux internes, tous grands, atteignant plus du double de la largeur apicale des tibias. Griffes courtes et simples, pulvilles très développées, bien plus longues que les griffes (fig. 402).

Ailes (fig. 401) larges, angle anal arrondi, membrane dépourvue de macrotriches. Costale dépassant R5 sur les deux tiers de l'intervalle R5-

Source : MNHN, Paris

M1, atteignant l'apex de l'aile. Sous-costale courte, se terminant sur la costale au niveau de l'apex de la cellule basale, celle-ci peu développée et divisée en deux parties inégales par la trace de la base de M. Sc2 présente, proche de la transverse humérale. R1 très courte, n'atteignant pas le milieu de l'aile. R4 présente, oblique, proche de l'extrémité de R1. Fusion radiomédiane courte. Fourche médiane largement ouverte, son pétiole court. M4 largement interrompue à la base. Cu1b peu courbée, Cu2 de longueur moyenne, anale prolongée jusqu'à la marge alaire sous forme de trace indistincte (mais son trajet très bien jalonné par les soies qu'elle porte).

Ciliation, face dorsale : C, R1, R4, R5, M1, M4, Cu1b et anale sur toute sa longueur. Face ventrale : C, R1, R4, R5, pétiole et fourche médiane, M4 et anale au moins sur les trois quarts apicaux.

Abdomen. — Les huit segments prégénitaux visibles dans les deux sexes. Segment I court et étroit, les suivants progressivement rétrécis ; longueur décroissante du II au VIII dans les deux sexes.

Genitalia mâles (fig. 403-409). — Tergite IX transverse, profondément échancré à l'apex, cette échancrure plus ou moins large : très grande chez l'espèce-type (fig. 403, 409), où le tergite est réduit à une bandelette transverse munie de deux processus latéraux spinuleux, ainsi que chez *K. ciliata*, où il forme deux lobes triangulaires ciliés à l'apex et reliés par un pont étroit (fig. 407). Moins large chez *K. abundare* et *filiformis*, où cette échancrure est triangulaire, les lobes ainsi formés étant eux aussi ciliés à l'apex (fig. 406, 408). Segment X bien développé. Gonocoxopodites grands, fusionnés sur la ligne médiane mais séparés ventralement par un grand espace membraneux triangulaire (et donc, probablement, sternite IX présent et dissimulé sous le VIII). Gonostyles très petits, réduits à deux lobes peu distincts situés à l'angle externe des gonocoxopodites (fig. 404-405). Phallosome fortement sclérifié, bilobé, chaque lobe latéral prolongé par un processus apical court et mince (fig. 404).

Genitalia femelles (fig. 410). — Tergite X bien développé. Cerques biarticulés, le premier article court, le deuxième allongé. Sternite VIII petit, entièrement divisé en deux sur la ligne médiane, les deux moitiés rebordées à la marge apicale.

Larve et biologie inconnues.

Répartition. — Fossiles oligocènes du Nord de l'Europe (ambre de la Baltique).

Matériel examiné. — Toutes les espèces décrites, ainsi qu'au moins une espèce inédite, également de l'ambre balte.

GENRE MICREPIMERA N. GEN.

Espèce-type : *Micrepimera punctipennis* n. sp.

Ce taxon n'a pas été mentionné dans mon travail concernant les relations phylogénétiques des genres rassemblés ici dans les *Robsonomyiini* (MATILE, 1984a) ; il m'était en effet alors inconnu. *Micrepimera* est fondé sur un mâle unique envoyé depuis par mon collègue et ami D. COLLESS et provenant de l'île Christmas, située dans l'Océan Indien au large de Java, et politiquement rattachée à l'Australie.

Derivatio nominis : du grec μικρο, petit, et d'épimère ; allusion à la forte réduction du mésépimère. Genre : féminin.

♂. — *Tête* (fig. 411-413) plus large que haute. Yeux grands, occupant presque toute la face latérale de la tête, faiblement échancrés au niveau de l'insertion des antennes ; pilosité courte. Sclérite cérébral approximativement pentagonal, portant quelques macrochètes dispersés. Trois ocelles, le médian aussi grand que les latéraux. Cérébral largement séparé du front et des yeux par une aire membraneuse qui le sépare également de la partie externe de l'occiput. Ce dernier à macrochètes rares et couchés, les préoculaires plus longs et plus nombreux. Front large et court, un sillon médian bordé par deux bourrelets mousses. Antennes un peu plus longues que la tête et le thorax ensemble, de 2+13 articles. Scape cylindrique, subégal au pédicelle et un peu plus globuleux. Flagelle mince. Flagellomères 1-10 bien plus longs que larges, relativement robustes. Flagellomères 11-13 beaucoup plus petits et minces, le dernier apiculé, l'ensemble formant un angle avec le reste de l'antenne (fig. 414). De nombreux macrochètes dorsaux et quelques ventraux, aux-

Source : MNHN, Paris

quels s'ajoutent quelques externes. Face mince, en bandelette rétrécie sur la ligne médiane. Clypéus aussi large que long, saillant, portant quelques macrochètes courbés. Palpes relativement bien développés, de 1+4 articles. Palpomères 1-2 courts, subégaux, palpomère 3 plus petit, 4 notablement plus long que large. Trompe courte, labelles distinctement biarticulées.

Thorax (fig. 415). — Prothorax petit, nettement rétréci sur la ligne médiane ; prosternum nu. Angle postéroventral du proépimère situé au niveau de la suture anapleurale. Scutum relativement peu bombé, entièrement dépourvu de macrochètes, sauf deux rangées dorsocentrales et les soies latérales et préscutellaires. Scutellum grand, semicirculaire, portant une rangée de longs macrochètes submarginaux. Zone membraneuse sous-scutellaire bien développée, triangulaire à sommet arrondi. Médiotergite peu élevé, dénudé, dépassant peu en arrière le niveau de l'apex du scutellum. Pleure : anépisterne à peine bombé, portant de nombreuses soies dorsales ; pas de fissure anépisternale distincte. Reste des pleures nu. Mésépimère réduit à un petit pleurite arrondi, ne dépassant pas ventralement le niveau de la suture anapleurale, et donc katépisterne en contact avec le latérotergite sur toute sa longueur. Suture médiopleurale peu angueuse, fosse médiopleurale distincte. Latérotergite peu saillant, son grand axe oblique. Métépisterne beaucoup plus haut que large.

Pattes. — Hanches I beaucoup plus longues que les II-III, II un peu plus longues que III (fig. 415). Hanches I ciliées à la face antérieure, quelques macrochètes débordant sur la face externe ainsi que sur l'interne ; pas de soies

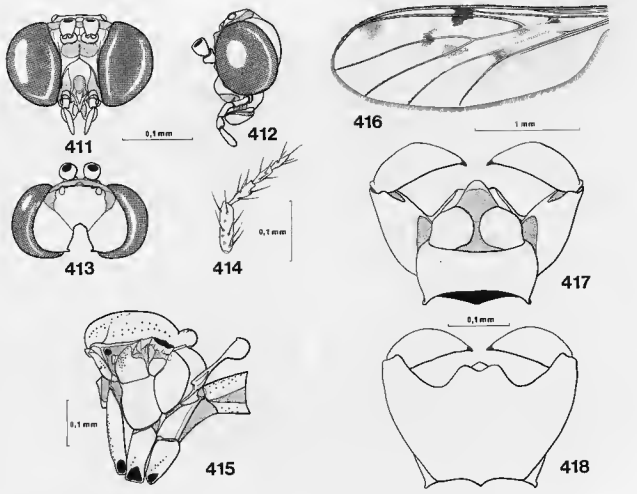


FIG. 411-418. — *Micropimera punctipennis* n. gen., n. sp. : 411, tête, vue frontale ; 412, d°, vue latérale ; 413, d°, vue dorsale ; 414, apex de l'antenne ; 415, thorax, hanches et segment abdominal I, vue latérale ; 416, aile, face dorsale ; 417, hypopyge mâle, vue dorsale ; 418, d°, vue ventrale.

Source : MNHN, Paris

postérieures. II avec quelques externes préapicales et apicales, deux postérieures. III avec une rangée d'externes et une postérieure courte. Fémurs longs et minces, à macrochètes couchés, les ventraux pas plus longs que les dorsaux, séparés par de larges bandes nues ; notamment le fémur antérieur à face interne entièrement nue, la face externe avec seulement une rangée subdorsale. Tibia I un peu plus long que le fémur, tibia II dépassant le double (2,2 : 1), III 1,5 fois plus long. Pilosité tibiale irrégulière, sauf vers l'apex du tibia III, qui porte une rangée dorsale très nette de microchètes dressés et plus épais ; pas de macrochètes tibiaux. Tibia I avec un éperon court en position ventrale ; une zone sensorielle très peu distincte, seulement formée de soies différenciées. Protarses I incomplets ; II aussi longs que le tibia correspondant, III un peu plus courts. Tarses non spinuleux en-dessous (seul un des tarses II est complet). Griffes un peu plus courtes que l'acropode, simples, fines ; pulvilles à peine plus longues que les griffes.

Ailes (fig. 416) plus courtes que l'abdomen, relativement étroites, dépourvues de macrotriches sur la membrane ; angle anal dépassant largement les 90°. Costale prolongée jusqu'à l'apex de l'aile, dépassant très largement l'embouchure de R5. Sous-costale longue et fine, se jetant sur C au niveau de l'apex de la cellule basale ; sc2 absente, ainsi que la petite transverse humérale. R1 courte, ne dépassant pas le milieu de l'aile. R4 absente. R5 relativement courte, son apex bien éloigné de celui de l'aile. Fusion radiomédiane très courte, presque punctiforme. Cellule basale petite, mal délimitée en raison de l'effacement de Rs et des transverses, réduites à l'état de traces. Base de M non distincte. Pétiole de la fourche médiane long, son apex au niveau de celui de R1. Base de M4 largement effacée, mais un angle rentrant vers Cu1b bien distinct. Cu1b peu courbée. Cu2 longuement prolongée le long de Cu1b, mais seulement sous forme de trace colorée vers l'apex. Anale n'atteignant pas la marge, presque entièrement effacée.

Ciliation, face dorsale : C, R1, R5, M1 et M2 (sauf à leur base), quelques macrochètes à l'apex de M4 et Cu1b. Face ventrale : toutes les nervures nues sauf C.

Abdomen allongé, cylindrique, sept segments apparents plus l'apex du VIII.

Genitalia mâles (fig. 417-418). — Tergite IX court et transverse, une courte apophyse articulaire basale de chaque côté. Segment X très bien développé, l'hypoprocte bien sclérifié et dépassant les cerques en arrière. Sternite IX absent ou fusionné. Gonocoxopodites grands, entièrement fusionnés ventralement, la face dorsale reliée aux faces ventrales par un large pont sclérifié. Gonostyles simples, à insertion latérale, seulement étroitement sclérifiés à l'apex. Phallosome court, distiphallus entièrement sclérifié.

Femelle, larve et biologie inconnues.

Répartition. — Région orientale (Ile Christmas, Océan Indien).

Matériel examiné. — Le seul exemplaire connu de l'espèce-type, décrite ci-dessous.

Micrepimera punctipennis n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3 mm. Couleur de fond brun-roux. Tête jaune-roux, sclérite cérébral et palpes brun-noir. Antennes : scape, pédicelle et flagelle jaune pâle, les flagellomères 2-10 de plus en plus largement brunis à l'apex. Thorax brun-roux, scutum avec une mince bande médiane brune, interrompue avant la marge préscutellaire, et deux bandes latérales concolores plus larges. Pleures et hanches brunes. Pattes jaunes, fémur II brun avec le tiers apical jaune, fémur III jaune avec le tiers apical brun ; apex des tibias étroitement bruni. Ailes jaunes, ponctuées de taches brunes à la base de Rs, l'apex de R1 et de R5, M1 et M2 aprés la base ; également une tache entre M4 et Cu1b au niveau de l'angle rentrant de M4 (fig. 416). Abdomen brun-roux, le segment I et l'hypopyge plus sombres. Genitalia : figures 417-418.

Holotype mâle : Christmas Island (Indian Ocean), Grant's Well, Cent. Plateau, 9.07.1983 pluvisylve, au piège lumineux (*G. Robertson*). Dans l'Australian National Insect Collection, CSIRO, Canberra.

Source : MNHN, Paris

GENRE ROBSONOMYIA MATILE & VOCKEROTH

Robsonomyia Matile & Vockeroth, 1980 : 545. Espèce-type : *Robsonomyia reducta* Matile & Vockeroth, 1980, par désignation originale.

Nous avons établi ce genre pour une espèce nord-américaine de Macrocerinae remarquable notamment par sa sous-costale très courte et se terminant sur la radiale au lieu de la costale. Nous faisions également remarquer ses affinités avec le genre fossile *Kelneria* et celui décrit plus loin sous le nom de *Srilankana*. Ces affinités ont été discutées un peu plus en détail par la suite (MATILE, 1984a).

♂. — *Tête* (fig. 419-421) plus large que longue. Sclérite cérébral grand, subcirculaire, faiblement échancré en arrière et pourvu d'un sillon sagittal médian ; fortement saillant au-dessus du front. Trois ocelles subégaux, situés chacun sur un calus peu saillant. Cérébral couvert de courtes soies dispersées, les postoculaires à peu près de même longueur que les autres. Cérébral séparé du front par une large surface membraneuse, des sclérites orbitaux par une membrane plus étroite, l'espace membraneux prolongé en arrière en se rétrécissant, entre l'occiput et les yeux composés. Yeux occupant environ les deux tiers de la face latérale de la tête, régulièrement émarginés au-dessus du niveau de l'insertion antennaire ; pilosité extrêmement courte, ne dépassant pas le niveau du sommet des ommatidies. Front réduit, un sillon médian mousse. Antennes courtes, pas plus longues que tête et thorax ensemble. Scape et pédicelle globuleux, petits. Les 14 flagellomères un peu plus longs que larges, sans macrochètes visibles. Face étroite, réduite à une bandelette transversale. Clypéus petit, un peu plus large que haut, portant quelques soies dressées. Palpes courts, de 1+4 articles, le deuxième palpomère avec une crypte sensorielle bien développée ; tous les articles subégaux, monoliformes. Trompe courte, labelles distinctement bisegmentées.

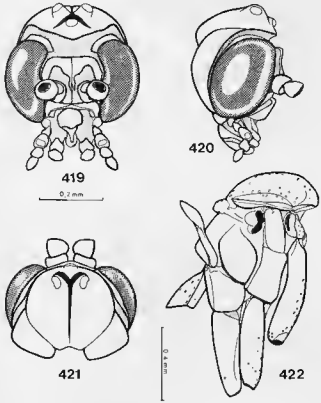


FIG. 419-422. — *Robsonomyia reducta* Mat. & Vock. : 419, tête, vue frontale ; 420, d', vue latérale ; 421, d', vue dorsale ; 422, thorax, hanches et segment abdominal I, vue latérale.
D'après Matile & Vockeroth (1980).

Thorax (fig. 422) : prothorax réduit, sa partie médiane en mince bandelette ; prosternum nu. Angle postéroventral du proépimère au niveau de la suture anapleurale. Scutum large, peu bombé, dénudé sauf les soies acrosticales courtes, bisériées sur le tiers antérieur, puis unisériées, les dorsocentrales plus longues, accompagnées par quelques petites soies satellites, et les longues soies latérales. Scutellum petit, semicirculaire, bordé de soies apicales courtes et portant deux paires de soies plus longues à insertion plus dorsale. Zone membraneuse sous-scutellaire quasi nulle. Médiotergite dénudé, largement saillant en arrière du scutellum, anguleux à l'apex. Latérotergite nu, son grand axe peu oblique. Anépisterne long et étroit, non en dièdre, pas de fissure anépisternale ; quelques soies dorsales, le reste des pleures nu. Suture médiopleurale non anguleuse, une fosse médiopleurale nette. Mésépimère très fortement rétréci sur plus de sa moitié ventrale. Métépisterne un peu plus haut que large.

Pattes. — Hanches I plus longues que les II, celles-ci elles-mêmes un peu plus longues que les III (fig. 422). Hanches I ciliées à la face anté-

Source : MNHN, Paris

rieure et le long du bord antérieur de la face externe. Hanches II avec quelques soies externes, plus nombreuses vers l'apex, où elles intéressent aussi la face antérieure. Hanches III avec 1-2 soies externes subapicales et une interne apicale. Fémurs normaux, á ciliation de taille moyenne, dispersée, à peine plus longue le long du bord ventral ; une bande dénudée subventrale. Tibias courts et relativement épais. Tibia I avec une large zone sensorielle ovale, pas de peigne visible. Microchètes tibiaux irrégulièrement disposés, serrés et couchés. Une rangée irrégulière de macrochétes dorsaux sur la moitié apicale du tibia III, et aussi, sur ce même tibia, un ou deux macrochétes antéroventraux peu distincts. Éperons 1 : 2 : 2, celui du tibia I un peu plus long que la largeur apicale du tibia, les autres bien plus longs : au tibia III, éperon externe plus du double de la largeur apicale du tibia, interne près du triple. Protarses plus courts que les tibias et relativement épais. Protarse III avec quelques soies ventrales plus longues, mais aussi fines que la pilosité. Griffes simples, pulvilles aussi longues que les griffes.

Ailes (fig. 423) relativement larges, angle anal très ouvert, pas de macrotriches en dehors des nervures. Costale prolongée presque jusqu'á l'apex de l'aile, dépassant largement l'embouchure de R5. Sous-costale trés courte, se terminant sur la radiale au niveau du milieu de la cellule basale ; sc2 absente. R1 courte, se terminant au milieu de l'aile. R4 absente. R5 peu courbée, se jetant sur la costale bien avant l'apex de l'aile. Cellule basale petite, non divisée en deux par la base de M. Pétiole de la fourche médiane court, fusion radiomédiane atteignant le double de sa longueur. M4 largement effacée á la base, non nettement décrochée vers Cu1b, celle-ci réguliérement courbée. Cu2 courte, dépassant à peine le niveau de l'apex de la cellule basale. Anale peu sclérifiée mais longue et prolongée presque jusqu'au bord de l'aile.

Ciliation, face dorsale : R1, R5, M1 et M3 sauf à la base, M4, Cu1b et An. Face ventrale : toutes les nervures nues.

Abdomen subcylindrique á la base, aplati à partir du segment IV. Segment I petit, II-III

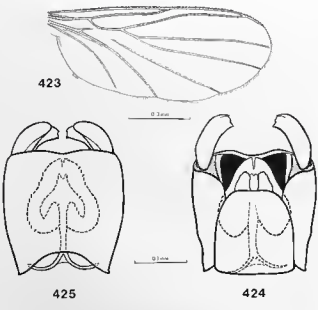


FIG. 423-425. — *Robsonomyia reducta* Mat. & Vock. : 423, aile, face dorsale ; 424, hypopyge mâle, vue dorsale ; 425, ♂, vue ventrale.
D'aprés Matile & Vockeroth (1980).

longs, les suivants de longueur décroissante. Les huit segments prégénitaux visibles mais le VIII en partie télescopé dans le VII.

Genitalia mâles (fig. 424-425). — Hypopyge presque aussi long que haut. Tergite IX plus long que large, en demi-cylindre un peu rétréci á l'apex. Segment X petit, hypoprocte pas plus long que les cerques. Sternite IX absent ou fusionné. Gonostyles courts, simples, bilobés á l'apex mais sans sclérification apicale plus prononcée que le reste. Phallosome relativement grand, légérement prolongé en avant à la base des gonocoxopodites, ceux-ci entiérement fusionnés ventralement, la face ventrale reliée aux faces dorsales par un pont sclérifié étroit. Apodèmes gonocoxaux réduits, dirigés vers la face ventrale du synsclérite gonocoxal (*cf.* fig. 1149, p. 460). Apodème éjaculateur longuement bifide à son extrémité proximale.

Femelle, larve et biologie inconnues.

Répartition. — Région néarctique.

Matériel examiné. — L'espéce-type.

Source : MNHN, Paris

Genre Srilankana n. gen.

Espèce-type : *Srilankana mirabilis* n. sp.

C'est à ce taxon allié à *Kelneria* et *Robsonomyia* qu'il est fait allusion par Matile (1979a, 1981a, 1984a) et Matile & Vockeroth (1980). Il est fondé sur un spécimen unique en provenance de Sri Lanka, aimablement communiqué par mon collègue le Dr. Hugo Andersson, de l'Institut de Zoologie de Lund. Il est particulièrement remarquable par l'absence d'ocelles et surtout la disposition régulière des microchètes tibiaux, caractère unique dans la sous-famille des Macrocerinae.

Derivatio nominis : de Sri Lanka, nom actuel de l'île de Ceylan. Genre : féminin.

♂. — *Tête* (fig. 426-427) plus large que longue. Sclérite cérébral large, mais peu saillant en arrière, recouvrant largement la base du front, duquel il est séparé par une zone membraneuse.

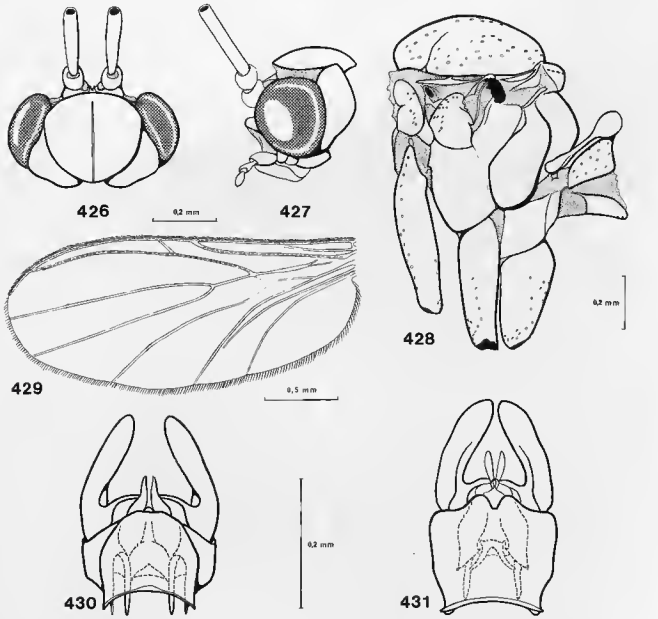


Fig. 426-431. — *Srilankana mirabilis* n. gen., n. sp. : 426, tête, vue dorsale ; 427, d°, vue latérale ; 428, thorax, hanches et segment abdominal I, vue latérale ; 429, aile, face dorsale ; 430, hypopyge mâle, vue dorsale ; 431, d°, vue ventrale.

Source : MNHN, Paris

Un sillon sagittal sur presque toute la longueur. Latéralement, cérébral séparé des yeux par une bande membraneuse prolongeant l'antérieure. Pas d'ocelles. Yeux relativement petits, occupant moins des deux tiers de la face latérale de la tête, à peine émarginés au niveau de l'insertion des antennes. Antennes de 2+14 articles, un peu plus longues que la tête et le thorax ensemble. Scape et pédicelle peu globuleux. Premier flagellomère cinq fois plus long que large, les suivants plus courts, deux fois plus longs que larges à partir du cinquième ; ciliation courte et clairsemée, des macrochètes ventraux. Face large, dénudée, en bandelette. Clypéus mince, transverse, arqué, cilié au milieu. Palpes courts, de 1+4 articles, le premier palpomère court, le deuxième un peu plus long et épais, les deux suivants petits. Trompe courte, labelles distinctement bisegmentées.

Thorax (fig. 428). — Prothorax peu développé ; prosternum nu. Angle postéroventral du proépimère situé au-dessous de la suture anapleurale. Scutum peu bombé, portant une rangée de soies acrosticales qui ne s'étend pas au-delà de la moitié antérieure, et deux rangées dorsocentrales complètes, soies scutales latérales de longueur moyenne. Scutellum petit, semi-circulaire, bordé de longues soies marginales. Médiotergite haut, arrondi, peu saillant en arrière du scutellum, dénudé. Pleures : anépisterne non en diédre, dépourvu de fissure dorsale, cilié en avant et en haut. Mésépimère bien délimité dorsalement, mais ses limites avec le katépisterne mésothoracique effacées (l'unique exemplaire n'a pas été passé á la potasse) ; trés fortement rétréci ventralement. Latérotergite peu saillant, dénudé, grand axe peu oblique. Suture médiopleurale subrectiligne, fosse médiopleurale faible. Métépisterne plus haut que large.

Pattes. — Hanches I plus longues que les II, celles-ci plus longues que les III (fig. 428). Hanches I ciliées á la face antérieure, à la marge antérieure de la face externe, et portant une rangée de soies postérieures largement espacées sur les deux tiers apicaux du bord postérieur. Hanches II ciliées sur le tiers basal de la face antérieure, quelques soies externes. Hanches III avec des soies le long du bord postérieur de la face externe. Pas de soies postérieures II-III. Pattes longues et fines. Fémurs à soies courtes, y compris les ventrales ; une bande dénudée ventrale. Microchétes tibiaux courts et disposés en rangées nettement réguliéres, pas de macrochétes. Tibia I dépourvu de zone sensorielle apicale, le peigne petit et transparent. Éperons 1 : 2 : 2, tous petits, les externes II-III un peu plus courts que les internes. Tarses allongés, dépourvus de macrochétes ventraux différenciés. Griffes petites, simples ; empodium ramifié, un peu plus long que les griffes, peu visibles. Pulvilles réduites á deux minuscules lobes latéraux.

Ailes (fig. 429) relativement étroites, angle anal peu prononcé, pas de macrotriches sur la membrane. Costale dépassant largement l'embouchure de R5, atteignant l'apex de l'aile. Sc courte, effacée á l'apex, se terminant indistinctement un peu avant le niveau de l'apex de la cellule basale. Sc2 apparemment absente, son emplacement semblant indiqué par un léger angle sur la sous-costale à proximité de la transverse humérale. R1 courte, se terminant avant le milieu de l'aile. R4 présente, courte, proche de l'apex de R1. R5 peu courbée, n'atteignant pas l'extrémité de l'aile. Cellule basale petite, séparée en deux parties par la base de M, mais celle-cí confondue avec Rs sur ses deux tiers apicaux, la nervure ainsí formée un peu plus épaisse que les autres. Fourche médiane à pétiole court, fusion radiomédiane punctiforme. M4 fortement courbée vers Cu1b, largement oblitérée à la base, ainsi que l'apex de la cellule basale. Cu1b relativement peu courbée, Cu2 longue, anale prolongée jusqu'á la marge de l'aile.

Ciliation, face dorsale : C, R1 et R5. Face ventrale : toutes les nervures nues sauf C.

Abdomen allongé, d'abord cylindrique, puis aplati. Segment II plus long que le précédent et les suivants, segment VII aussi grand que le VI, VIII presque aussi long que le VII, seule sa base enfoncée dans celui-ci.

Genitalia mâles (fig. 430-431). — Tergite IX grand, presque aussi long que large, sans apophyse articulaire basale. Segment X petit, hypoproctе réduit á une lamelle bien plus courte que les cerques, oblique dorsoventralement. Sternite IX absent ou fusionné, ce sclérite peut-être représenté par une sclérification basale, transversale, séparée du reste des gonocoxopodites par un léger rétrécissement. Gonocoxopodites entiérement fusionnés ventralement et largement sclérifiés dorsalement, aucune zone membraneuse n'apparaissant entre leur marge dorsale et le tergite IX. Gonostyles longs, simples, insérés la-

Source : MNHN, Paris

téralement, dépourvus de macrochètes ou d'épines différenciés, mais portant à la base une longue apophyse courbe prolongée jusqu'à la ligne médiane. Phallosome bien sclérifié, y compris le distiphallus ; basiphallus prolongé en arrière jusqu'à la base de l'hypopyge.

Femelle, larve et biologie inconnues.

Répartition. — Région orientale (Sri Lanka).

Matériel examiné. — L'espèce-type, décrite ci-dessous.

Srilankana mirabilis n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 2,8 mm. Petite espèce brune et jaune. Tête jaune, sclérite cérébral brun. Thorax entièrement brun, le prothorax plus clair. Hanches jaunes, la paire postérieure un peu plus foncée en dehors. Pattes jaunes. Ailes jaunes, sans taches. Balanciers blanchâtres. Abdomen brunâtre, progressivement assombri vers l'apex, les tergites II à IV avec une bande apicale jaunâtre, étroite et peu distincte. Hypopyge : figures 430-431.

Holotype mâle : Sri Lanka, Lund University Ceylon Expedition 1962, Centr. Prov., Madugoda, 16 mls E. Kandy, 11.03.1962, Loc. 133, at light (*Brinck, Andersson & Cederholm*). L'holotype sera déposé à l'Institut de Zoologie de Lund.

DESCRIPTION DU PLÉSION SCHLUETERIMYIA

Genre Schlueterimyia Matile

Schlueterimyia Matile, 1981a : 100. Espèce-type : *Schlueterimyia cenomanica* Matile, 1981a, par désignation originale.

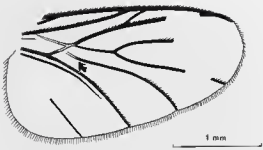
La description de ce taxon m'a permis une mise au point sur les Mycetophiloidea fossiles, et en particulier les Keroplatidae (Matile, 1981a). *Schlueterimyia cenomanica* provient du Crétacé supérieur de France (Cénomanien). Son âge peut être estimé à 100 millions d'années, et il s'agit du fossile le plus ancien pouvant se rapporter avec certitude aux Keroplatidae. Je l'ai attribué aux Macrocerinae en raison de l'absence des peignes tibiaux postérieurs, du rapprochement basal des nervures M4 et Cu1b, ainsi que du grand développement des pulvilles. Rappelons que nous ne disposons que d'un exemplaire incomplet : il en subsiste la partie postérieure du scutellum et du médiotergite, l'abdomen entier, la moitié basale de l'aile gauche et la quasi-totalité de l'aile droite (repliée plusieurs fois sur elle-même), la patte postérieure gauche et une grande partie de la droite, l'apex d'un tibia II avec son tarse, la face postérieure de la hanche III gauche et un fragment de tarse, probablement antérieur.

Le fossile ne peut être classé avec certitude dans l'une ou l'autre des deux tribus de Macrocerinae actuels, principalement établies sur les rapports du sclérite cérébral. La taille de la cellule basale, grande, la nervure R1 dépassant le milieu de l'aile, semblent exclure *Schlueterimyia* des *Robsonomyiini*, tandis que rien ne permet de les classer dans les *Macrocerini*, les caractères autapomorphes de ceux-ci n'étant pas observables sur le fossile. Il peut s'agir soit d'un membre de cette dernière tribu, soit du groupe-frère des *Macrocerini* + *Robsonomyiini*. La brièveté relative de R1, la faiblesse du secteur basal de la médiane, la costale n'atteignant pas l'apex de l'aile, la ciliation des tarses, semblent exclure qu'il s'agisse d'un taxon ancestral au groupe.

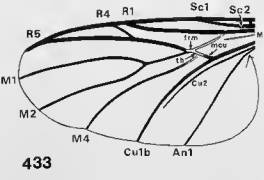
♂. — *Scutellum* portant deux paires de très longues soies marginales, pas de soies discales. Médiotergite haut, peu anguleux, ne dépassant pas le scutellum en arrière (fig. 1088, p. 414).

Ailes (fig. 432, reconstituées d'après les deux ailes du fossile, et 433, nervation entière probable) larges, dépourvues de macrotriches en dehors des nervures, hyalines. Lobe anal proche de l'angle droit. Costale longue, mais n'atteignant pas tout à fait l'apex de l'aile, dépassant largement l'apex de R5. Sous-costale peu visible, se terminant un peu avant l'apex de la cellule basale. R1 courte, un peu plus longue que la

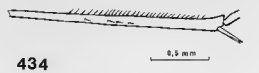
Source : MNHN, Paris



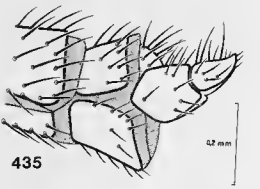
432



433



434



435

FIG. 432-435. — *Schlueterimyia cenomanica* Mat. : 432, nervation alaire visible en superposant les dessins des deux ailes ; 433, reconstitution de la nervation alaire ; 434, tibia III, vue latérale ; 435, derniers segments abdominaux, vue latérale.
D'après Matile, 1981b.

moitié de l'aile. R4 présente, oblique, son apex peu éloigné de celui de R1. R5 peu courbée. Fusion radiomédiane très courte, presque punctiforme. Pétiole de la fourche médiane relativement long. Cellule basale grande, renfermant une trace indistincte de la base de M. M1 et M2 écartées l'une de l'autre à l'apex. M4 en forme de S, effacée à l'extrême base puis rapprochée de Cu1b, celle-ci forte et peu courbée. Cu2 longue, anale prolongée au bord de l'aile.

Ciliation mal conservée : observée sur C, R1, R5, les branches de la fourche médiane sauf à la base, M4, Cu1b au moins dans la moitié apicale, sur la face dorsale. Face ventrale : R1 (?), les autres nervures apparemment dénudées (mais apex de R5 non observable).

Pattes. — Hanches postérieures plus longues que le médiotergite et le scutellum ensemble (3,2 : 2,5), ciliées à l'apex de la face externe et le long du bord postérieur (*cf.* fig. 1088, p. 414). Fémur III à ciliation ventrale ne semblant pas plus longue que le reste. Tibias II et III à microchètes irrégulièrement disposés. Tibia III avec quelques soies antérieures et une rangée régulière de macrochètes dorsaux (fig. 434). Éperons tibiaux II et III de même longueur, nettement plus longs que la largeur apicale des tibias ; pas de peignes tibiaux. Protarses II et III avec des macrochètes ventraux largement espacés et disposés en rangées régulières. Griffes petites. Pulvilles (visibles sur un fragment de tarse appartenant sans doute à une patte antérieure) très développées, près de quatre fois plus longues que les griffes.

Abdomen élancé, hérissé de longues soies dispersées, les segments I à V bien plus longs que hauts. Segments VI et VII à peu près aussi longs que hauts. Segment VIII entièrement visible, plus court que haut, le tergite représentant environ les deux tiers de la surface du sternite (fig. 435).

Genitalia mâles (fig. 435). — Partie dorsale indistincte ; apparemment le tergite IX court, hérissé de longues soies. Sternite IX invisible. Gonocoxopodites grands, largement séparés ventralement. Gonostyles simples, à insertion latérale, apex plus sclérifié, de longues soies dorsales.

Femelle, larve et biologie inconnues.

Répartition. — Fossile crétacé (Cénomanien) de France.

Matériel examiné. — L'espèce-type.

Source : MNHN, Paris

SOUS-FAMILLE DES KEROPLATINAE

INTRODUCTION

Les Keroplatinae correspondent ici au « *stirps Ceroplatina* » de RONDANI (1856), émendé du genre *Mycetobia* que cet auteur avait ajouté aux *Keroplatus*, *Cerotelion* et *Platyura* connus á l'époque. C'est cette sous-famille qui comprend le plus grand nombre de genres et d'espèces. Il est facile d'y reconnaître deux grands groupes bien individualisés pour lesquels je propose deux tribus, *Keroplatini* et *Orfeliini*, comme j'en ai fait la suggestion dés 1973 (MATILE, 1973a).

MALLOCH (1917) a proposé une famille Platyuridae, renfermant explicitement *Keroplatus*, et implicitement, comme genre-type, *Platyura auct., non* Meigen, c'est-á-dire à l'heure actuelle *Orfelia* Costa. Rassemblant en un même groupe deux genres nominatifs différents, « *Ceroplatina* » et Platyuridae sont donc des synonymes subjectifs [Code International de Nomenclature Zoologique, art. 61 (c) i]. Cependant, le choix du nom de MALLOCH, compte tenu de la synonymie de *Platyura auct.* avec *Orfelia*, semble m'autoriser, en tant que premier réviseur, á lui attribuer le nom d'*Orfeliini*, puisque les deux genres-types sont maintenant séparés. Rappelons que seuls les *Keroplatini* seront traités ici. Les deux tribus se définissent ainsi :

Keroplatini Rondani, 1856, **emend.** : pièces buccales réduites, dépassant peu ou pas du tout le bord ventral des yeux ; palpes également réduits, d'au plus 1 + 2 articles, le dernier épaissi, dressé en avant ou vers le haut, jamais pendant. Par ailleurs, tous les *Keroplatini* ont les antennes modifiées, le flagelle étant aplati et plus ou moins élargi, ou bien pectiné. La plupart présentent un prosternum cilié (exceptions : *Euceroplatus* au sens oú il est restreint ici, *Gymnoceridion, Nauarchia* et *Xenokeroplatus*). Les nervures alaires sont entiérement dénudées à la face ventrale (sauf *Hikanoptilon*). Les larves connues portent quatre lobes anaux.

Orfeliini Malloch, 1917, **emend.** : pièces buccales normales ou allongées, parfois démesurément (*Rhynchoplatyura* de Meijere ; *Rhynchorfelia* Matile) ; palpes normaux, de 1 + 4 articles, parfois plus ou moins réduits mais toujours pendants, le dernier palpomére flagelliforme, rarement monoliforme. Les antennes sont simples, parfois épaissies (*Lapyruta* Edwards, *Neoditomyia* Lane & Sturm, *Rofelia* Matile) mais jamais á la fois élargies et aplaties. Deux genres, *Platyceridion* Tollet et *Tamborinea* Matile, ont des antennes pectinées. Le prosternum est dénudé, sauf dans le genre monotypique *Lutarpya* Edwards et chez certaines espèces du genre *Truplaya* Edwards (sous-genre *Truplayella* Matile). Quelques-unes des nervures alaires sont ciliées ventralement. Les larves connues ne portent qu'une paire de lobes anaux.

Les *Keroplatini* correspondent au groupe formé par le genre *Platyroptilon* Westwood et le complexe *Keroplatus* tel qu'il a été principalement défini par EDWARDS (1925, 1929e), groupe auquel on n'a jamais formellement reconnu la qualité de taxon supragénérique.

Parmi les *Keroplatini* á antennes pectinées, j'ai été amené à faire connaître le genre *Ctenoceridion* et á émender *Platyroptilon* pour établir le genre *Tolletia* (MATILE, 1972b, 1973b). Ces deux genres sont afrotropicaux, mais un sous-genre de *Ctenoceridion, Gymnoceridion*, a été découvert récemment en Amérique Centrale (MATILE & DURET, 1987), et j'aurai l'occasion de faire connaître dans le présent travail une espèce orientale de *Ctenoceridion s. str.* De plus, je décris ici de la région afrotropicale le nouveau genre *Hikanoptilon*, et propose une nouvelle émendation de *Platyroptilon* en excluant l'espèce néotropicale *P. dureti* Lane, pour laquelle j'établis le genre *Duretina*.

En ce qui concerne le groupe *Keroplatus*, je lui ai déjà ajouté *Paracerotelion*, d'Afrique du Sud (MATILE, 1974b). J'ai eu l'occasion de démembrer partiellement les *Euceroplatus* Edwards en proposant pour les espéces afrotropicales jusqu'ici attribuées à ce taxon le genre *Tergostylus* (MATILE, 1988a). Je complète cette émendation en ne laissant subsister d' « *Euceroplatus* » qu'une partie de ses espéces orientales et australasiennes et en édifiant *Setostylus* pour un groupe

Source : MNHN, Paris

à large répartition. Par ailleurs, je propose les nouveaux genres *Nauarchia* pour une espèce nouvelle des Iles de l'Amirauté, et *Xenokeroplatus* pour plusieurs espèces inédites très particulières habitant la Nouvelle-Guinée, les Iles Salomon et Vanuatu.

CLÉS DES TRIBUS, GENRES ET SOUS-GENRES

Clé des tribus

— Pièces buccales réduites. Palpes réduits, au plus de 1+2 articles, le dernier palpomère épaissi et dressé. Antennes toujours modifiées, comprimées ou pectinées, exceptionnellement seulement élargies (genre *Xenokeroplatus*). Larve : quatre lobes anaux .... ***Keroplatini***

— Pièces buccales le plus souvent bien développées, parfois allongées, très rarement réduites. Palpes normalement de quatre articles en plus du palpifère, parfois réduits mais dans ce cas dernier palpomère jamais épaissi et dressé. Antennes le plus souvent filiformes, exceptionnellement épaissies ou pectinées. Larve : deux lobes anaux ..... ***Orfeliini***

Clé des genres et sous-genres

1. — Flagelle antennaire pectiné (*cf.* fig. 493-494), parfois les pectinations très courtes chez la femelle (fig. 970) **2**

— Flagelle antennaire aplati et plus ou moins élargi, parfois seulement élargi (*cf.* fig. 521, 979) **7**

2. — Latérotergite cilié. Face entièrement ciliée. Éperons externes III absents ..... ***Hikanoptilon*** n. gen.

— Latérotergite dénudé. Face nue ou portant seulement des cils courts dans la moitié ventrale. Éperons externes III présents **3**

3. — Microchètes tibiaux irrégulièrement disposés. Une grande aire membraneuse triangulaire sous le scutellum (fig. 497, 506) (***Ctenoceridion*** Mat.) **4**

— Microchètes tibiaux régulièrement disposés, au moins à la face externe. Zone membraneuse sous-scutellaire en bandelette étroite . **5**

4. — Face large, mais presque entièrement membraneuse (fig. 491). Scutellum avec des soies discales (fig. 497) ; prosternum cilié. Tibias II-III avec des macrochètes. Mâle : tergite IX transverse (fig. 499)..... ***Ctenoceridion s. str.***

— Face très étroite (fig. 505). Scutellum sans soies discales (fig. 506) ; prosternum dénudé. Tibias II-III dépourvus de macrochètes. Mâle : tergite IX bien plus long que large (fig. 510)..... ..... ***Ct. (Gymnoceridion)*** Mat. & Dur.

5. — Cellule basale très petite, son apex proche du niveau de la transverse humérale ; anale fortement raccourcie (fig. 971). Prolongements des sept premiers flagellomères antennaires avec des macrochètes ventraux courts (fig. 969)..... ***Tolletia*** Mat.

Source : MNHN, Paris

— Cellule basale normale, son apex proche du niveau de l'extrémité de la sous-costale ; anale atteignant presque la marge (fig. 515, 846). Chaque prolongement antennaire avec un long macrochète apical (fig. 513, 844) 6

6. — Lobe anal réduit (fig. 515). Anépisterne cilié. Protarse I atteignant le double de la longueur du tibia ..... ***Duretina*** n. gen.

— Lobe anal normal (fig. 846). Anépisterne nu. Protarse I bien plus court que le double du tibia ..... ***Platyroptilon*** Westw.

7. — Nervure anale absente (fig. 981). Tarses antérieurs plus longs que le corps, le protarse seul dépassant 3,5 fois la longueur du tibia. Pas d'éperons externes II-III. Prosternum dénudé ..... ***Xenokeroplatus*** n. gen.

— Nervure anale présente, se terminant au bord de l'aile (fig. 440) ou un peu avant (*cf.* fig. 523). Tarses antérieurs plus courts, exceptionnellement le protarse atteignant le triple du tibia. Éperons externes II-III présents. Prosternum le plus souvent cilié, rarement nu 8

8. — Microchètes tibiaux irrégulièrement disposés, sauf parfois à l'apex. R4 se terminant sur la costale 9

— Microchètes tibiaux disposés en rangées régulières, au moins sur le tiers apical. R4 se terminant sur la costale ou sur R1 13

9. — Latérotergite cilié sur toute la moitié postérieure. Hypopyge mâle beaucoup plus large que les segments prégénitaux ..... ***Mallochinus*** Edw.

— Latérotergite nu, exceptionnellement avec un groupe de soies (une espèce d'*Heteropterna*), et alors hypopyge mâle pas plus large que les segments prégénitaux 10

10. — Zone membraneuse sous-scutellaire déprimée et triangulaire (fig. 546-547, 629) (*Heteropterna* Skuse) 11

— Zone membraneuse sous-scutellaire étroite, au plus légèrement élargie au milieu (*cf.* fig. 439) 12

11. — Zone sous-scutellaire très grande, en triangle équilatéral (fig. 546-547). Protarse III le plus souvent épaissi (fig. 549). Flagellomères antennaires à macrochètes ventraux absents ou réduits, le dernier flagellomère sans apicule (fig. 544) ..... ***Heteropterna s. str.***

— Zone sous-scutellaire plus petite, en triangle isocèle (fig. 629). Tibia III régulièrement épaissi de la base vers l'apex, protarse III normal (fig. 631). Flagellomères antennaires avec des macrochètes dorsaux et ventraux bien développés, le dernier apiculé (fig. 627). ..... ***H. (Scrobicula)*** Mat.

12. — Face large (fig. 438). Pas de soies prostigmatiques. Mâle : gonostyles aplatis de dehors en dedans, munis de fortes dents sclérifiées (fig. 441-442, 454-485) ..... ***Cerotelion*** Rond.

— Face étroite (fig. 810). Des soies prostigmatiques antérieures et postérieures. Mâle : gonostyles aplatis dorsoventralement, une étroite bande sclérifiée prolongée en deux minuscules dents apicales (fig. 814-815) ..... ***Paracerotelion*** Mat.

Source : MNHN, Paris

13. — R4 se terminant sur R1 (fig. 758). Dernier flagellomère avec un processus apical blanc ou jaune, généralement long (fig. 756). Base de Rs presque transverse. Dernier palpomère étroit, aussi long ou plus long que l'ensemble face + clypéus (fig. 754) ; latérotergite cilié ..... *Neoceroplatus* Edw.

— R4 se terminant sur R1 (*cf.* fig. 645-656) ou sur C (*cf.* fig. 821). Dernier flagellomère sans apicule (*cf.* fig. 521), ou avec un petit apicule concolore au flagelle (*cf.* fig. 818-819). Base de Rs oblique (*cf.* fig. 821). Dernier palpomère court, plus ou moins dilaté ; latérotergite nu ou cilié **14**

14. — Latérotergite nu. R4 se terminant sur C..... **15**

— Latérotergite cilié, R4 se terminant sur C ou sur R1 19

15. — Prosternum dénudé **16**

— Prosternum cilié **17**

16. — Flagellomères antennaires peu élargis (fig. 747). Mésépimère interrompu avant la base de la pleure (fig. 748). Microchètes tibiaux tous semblables. Mâle : face ventrale du synsclérite gonocoxal fortement excavée (fig. 751) ..... *Nauarchia* n. gen.

— Flagellomères antennaires fortement élargis (fig. 521). Mésépimère prolongé jusqu'à la base de la pleure (fig. 522). Des rangées plus serrées de microchètes tibiaux. Mâle : synsclérite gonocoxal non excavé ventralement (fig. 526)..... *Euceroplatus* Edw.

17. — Tibia III : seul le tiers apical à rangées régulières de microchètes. Soies scutellaires marginales courtes, disposées en plusieurs rangées. Mâle : gonostyles en lame aplatie dorsoventralement (fig. 902-903, 907, 909, 911)..... *Rocetelion* Mat.

— Des rangées régulières de microchètes sur pratiquement toute la longueur du tibia III. Une seule rangée de soies scutellaires marginales, longues. Mâle : gonostyles plus ou moins modifiés (*cf.* fig. 918-919, 948), mais jamais en lame aplatie dorsoventralement **18**

18. — Éperon externe du tibia III presque aussi long que l'interne ; protarse III élargi. Face étroite (fig. 913). Mâle : gonostyles prolongés par un processus digitiforme muni d'une longue soie apicale, tergite IX normal (fig. 918-919) ..... *Setostylus* n. gen.

— Éperon externe III beaucoup plus court que l'interne ; protarse III normal. Face large (fig. 941). Mâle : gonostyles sans longue soie apicale, mais profondément modifiés ; tergite IX très grand, recouvrant presque toute la face dorsale de l'hypopyge (fig. 947) ... . *Tergostylus* Mat.

19. — R4 se terminant sur R1 (fig. 35, 645-656). Face large (fig. 12). ..... *Keroplatus* Bosc

— R4 se terminant sur C (fig. 821). Face très étroite (fig. 817) .. .. *Placoceratias* End.

Source : MNHN, Paris

DESCRIPTION DES GENRES DE KEROPLATINI

GENRE CEROTELION RONDANI, emend.

Cerotelion Rondani, 1856 : 191. Espèce-type : *Platyura laticornis* Meigen (= *Tipula lineata* F., 1775), par désignation originale.

Cerotelion a été proposé par RONDANI comme deuxième genre de son « *stirps Ceroplatina* », qui comprenait encore *Keroplatus*, *Platyura* et *Mycetobia*. Ce genre a subi ensuite des fortunes diverses. WINNERTZ (1863), qui ne semble pas avoir eu connaissance de la monographie de RONDANI, maintient *C. lineatum* dans les *Keroplatus*. KERTÈSZ (1902) met *Cerotelion* en synonymie avec *Keroplatus* sans donner d'explications. JOHANNSEN (1909) le rétablit et y range, selon la diagnose de RONDANI, toutes les espèces jusqu'alors classées dans *Keroplatus* et dont la nervure R4 se termine sur la costale. EDWARDS (1913) rétablit la synonymie de KERTÉSZ, mais sépare à nouveau les deux genres dans sa révision générique de 1925, pour intégrer enfin *Cerotelion* dans les *Keroplatus*, avec rang de sous-genre en 1929 (EDWARDS, 1929c). La plupart des auteurs européens maintiennent ensuite *Cerotelion* comme genre à part entière (LANDROCK, 1926, 1940 ; SÉGUY, 1940 ; TOLLET, 1955 ; STACKELBERG, 1969a), tandis que les anglophones préfèrent lui conserver le rang subgénérique (p. ex. MADWAR, 1937 ; FISHER, 1941 ; FREEMAN, 1951 ; LAFFOON, 1965). MATILE & BURGHELE-BALACESCO (1969) ont argumenté la séparation des deux taxa en se basant sur des caractères morphologiques des différents stades, ainsi que sur l'éthologie des larves. Les monographies récentes acceptent cette position (HUTSON, ACKLAND & KIDD, 1980 ; VOCKEROTH, 1981).

On notera que beaucoup des espèces incluses dans *Cerotelion* par JOHANNSEN en 1909, ou par les auteurs ultérieurs, ont été depuis affectées aux genres les plus divers : *Euceroplatus* et *Heteropterna* chez les *Keroplatini*, *Taulyrpa* et *Planarivora* chez les *Orfeliini* (EDWARDS, 1929c ; MATILE, 1970c, 1981b). MATILE & GOUJET (1981) reconnaissent 13 espèces de *Cerotelion* appartenant à la région holarctique, à la sous-région chilienne et à la Nouvelle-Zélande, et donnent une première hypothèse de phylogénie pour le genre. Il convient de retirer de la liste des *Cerotelion* donnée dans ce dernier travail *C. humerale* (Zetterstedt), d'Europe septentrionale, transféré dans le genre *Rocetelion* (MATILE, 1988b). On retirera aussi *C. apicalis* (Adams), d'Amérique du Nord, décrit à l'origine comme *Keroplatus* et placé dans les *Cerotelion* par FISHER (1941) : cette espèce dont le type est perdu doit être considérée comme *incertae sedis*, ainsi que l'a fait LAFFOON (1965). Au contraire, il faut ajouter à la liste de MATILE & GOUJET *Keroplatus dendyi* Marshall, de Nouvelle-Zélande, que TONNOIR & EDWARDS (1927) ont sans doute à raison placé dans *Cerotelion*. Par ailleurs, une espèce malaise inédite, qui sera décrite plus loin sous le nom de *C. pendleburyi*, permet d'ajouter la région orientale à la répartition du genre [27].

Tels qu'ils sont compris ici, les *Cerotelion* rassemblent tous les *Keroplatini* à antennes non pectinées, microchètes tibiaux irrégulièrement disposés (sauf parfois à l'apex), R4 se terminant sur C, latérotergite nu, zone membraneuse sous-scutellaire étroite, marge apicale du synsclérite gonocoxal dépourvue d'épines différenciées et gonostyles dentés sur le bord interne. Habitus : mâle : figure 436 ; larve : figure 447.

Les *Cerotelion* australs se reconnaîtront au moyen des clés de FREEMAN (1951) pour la sous-région chilienne et de TONNOIR & EDWARDS (1927) pour la Nouvelle-Zélande. Ceux de la région néarctique pourront être déterminés avec la clé de FISHER (1941), les paléarctiques avec celle d'HUTSON, ACKLAND & KIDD (1980) ; les

27. *Keroplatus obscurus* Philippi, de Palagonie, a été attribué aux *Cerotelion* par FREEMAN (1951). Je n'ai pu obtenir communication du type de cette espèce, mais d'après sa description originale, je soupçonne fort qu'il s'agit en réalité d'un *Orfeliini*, et plus précisément de *Pyrtaula infumata* (Freeman).

Source : MNHN, Paris

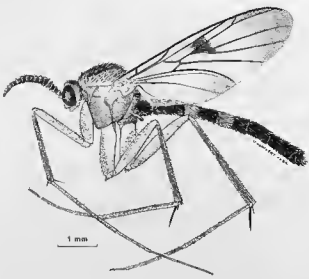


FIG. 436. — *Cerotelion lineatum* (F.), mâle, habitus.

genitalia mâles de tous les *Cerotelion* connus sont illustrés figures 454-489.

♂ (habitus : fig. 436) ♀. — *Tête* (fig. 437-438) arrondie, légèrement aplatie, plus large que haute. Occiput couvert de courtes soies couchées, les préocellaires et les préoculaires plus longues, notamment ces dernières, ventralement. Trois ocelles, le médian petit mais non punctiforme, les latéraux grands, éloignés de la marge oculaire par leur propre diamètre ou moins, moins de la moitié de cette distance chez les espèces australes examinées (*C. funereum* et *flavicorne, C. bimaculatum, leucoceras, tapleyi* et *hudsoni*). Chaque ocelle situé sur un calus distinct, non cilié, le calus médian prolongé en arrière par une longue suture sagittale atteignant presque le foramen magnum. Yeux grands, occupant les deux tiers de la face latérale de la tête, très profondément échancrés au-dessus des fosses antennaires ; pilosité longue ou moyenne. Front large et peu élevé, calus frontaux atténués, sillon frontal mousse, prolongé par un tubercule frontal atteignant le niveau ventral des scapes antennaires. Antennes de 2+14 articles. Scape volumineux, prolongé par un petit bec ventral (plus court chez *C. pendleburyi*). Pédicelle cupuliforme, dépourvu de bec ventral. Flagelle élargi et aplati, les pédoncules en position médiane, très courts sauf celui du premier flagellomère. Dernier flagellomère bien plus long que large et sans apicule terminal chez l'espèce-type, *C. racovitzai* et *johannseni*, ou plus court et muni d'un court apicule arrondi chez les autres espèces. Quelques macrochètes apicaux dorsaux et ventraux sur chaque flagellomère, les ventraux très courts. Face large, peu sclérifiée, dénudée, indistinctement séparée du clypéus, ce dernier cilié, nettement saillant en avant du bord antérieur des yeux. Trompe courte mais dépassant largement le bord ventral des yeux chez *C. lineatum, racovitzai* et *johannseni*, plus courte chez les autres espèces. Labelles courtes, en lame sclérifiée et portant quelques cils à la face externe, membraneuse à la face interne. Palpifère petit, membraneux en avant. Premier palpomère très petit, deuxième gros et dressé en avant. Pas de sensorium en crypte, mais la face interne, membraneuse, porte une douzaine de sensilles apicales (observé chez *C. lineatum*).

Thorax (fig. 439). — Prothorax moyennement développé, rétréci sur la ligne médiane. Prosternum peu saillant, cilié au moins le long de la marge. Angle postéroventral du proépimère situé au-dessous de la suture anapleurale. Scutum peu bombé, uniformément recouvert de courtes soies, les latérales et les prémscutellaires plus longues. Scutellum grand, semi-circulaire, nu sur le disque, bordé d'une rangée unique de nombreuses soies inégales. Médiotergite relativement peu saillant, ne dépassant pas en arrière l'apex du scutellum (ou très peu, chez *C. lineatum* et *racovitzai*) ; élevé, anguleux au niveau du tiers ventral, dénudé sauf chez *C. johannseni*, où il porte quelques microchètes couchés. Pas de soies scabellaires. Aire membraneuse sous-scutellaire en bandelette courte, mais bien distincte. Pleures dénudées, sauf l'antépronotum et le proépisterne, longuement ciliés, et l'anépisterne, qui porte un groupe de cils dorsaux d'étendue variable. Parfois quelques microchètes dorsaux sur le katépisterne. Une profonde fissure anépisternale. Katépisterne indistinctement séparé de l'épimère au niveau de la fosse médiopleurale, celle-ci large et peu profonde. Ainsi, la suture médiopleurale est partiellement effacée, anguleuse. Mésépimère fortement rétréci ventralement. Latérotergite surplombant largement le métépisterne, son grand axe fortement oblique. Métépisterne plus large que haut, dénudé.

Pattes. — Hanches longues, subégales. Hanches I ciliées à la face antérieure, la ciliation débordant un peu sur la face externe ; un groupe de soies postéro-externes subapicales. Hanches II ciliées à la face antérieure, vers le bord externe et sur presque toute la face externe chez les espèces

Source : MNHN, Paris

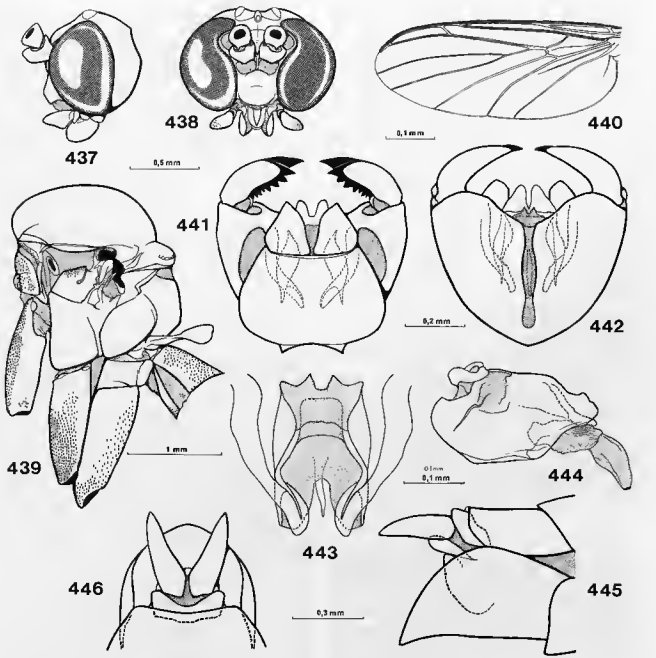


FIG. 437-446. — *Cerotelion lineatum* (F.) : 437, tête, vue latérale ; 438, ♂, vue frontale ; 439, thorax, hanches et segment abdominal I, vue latérale ; 440, aile, face dorsale ; 441, hypopyge mâle, vue dorsale ; 442, ♂, vue ventrale ; 443, phallosome, vue dorsale ; 444, ♂, vue latérale ; 445, terminalia femelles, vue latérale ; 446, ♂, vue dorsale.

australes, sur le quart seulement chez *C. pendleburyi*. Hanches III seulement avec des soies externes. Pas de soies postérieures II-III, sauf chez *C. racovitzai* et *pendleburyi*, où il y a quelques postérieures III. Fémurs normaux, à pilosité couchée, les soies ventrales pas plus longues que les dorsales ; tous les fémurs avec une longue bande dénudée ventrale. Tibias régulièrement épaissis de la base vers l'apex. Microchètes tibiaux irrégulièrement disposés ; cependant, dans le groupe holarctique, ils sont distinctement alignés à l'apex de la face externe des tibias II-III. Chez l'espèce-type, le tibia I porte à l'apex une zone sensorielle courte, limitée par un

Source : MNHN, Paris

peigne hyalin. Chez les autres espèces examinées, la zone sensorielle peut être très réduite (*C. flavicorne* et *funereum*) ou absente (*C. racovitzai, johannseni, pendleburyi*, espèces néo-zélandaises). Tibia II avec un peigne postérieur bien développé et un petit peigne entre les éperons. Tibia III avec un peigne antérieur plus petit que le postérieur, également un peigne entre les éperons. Éperons 1 : 2 : 2. Éperon antérieur subégal à la largeur apicale du tibia, externes II-III doubles de cette largeur, internes quadruples. Tibia I avec quelques macrochètes antérieurs et postérieurs, tibias II-III avec des antérieurs, des postérieurs, des dorsaux et des ventraux. Tarses longs et minces, le protarse I un peu plus long ou aussi long que le tibia, sauf chez les espèces néo-zélandaises, où il est un peu plus court. Protarses II-III subégaux à leurs tibias ou un peu plus courts. Microchètes tarsaux disposés en rangées régulières, macrochètes ventraux courts, largement séparés les uns des autres. Griffes minces, courtes, avec une ou plusieurs spinulations basales.

Ailes (fig. 440) nettement plus courtes que le corps, relativement étroites, tachées de brun ou non. Pas de macrotriches sur la membrane, sauf dans la région du champ anal, où ils sont rares et dressés. Costale longue, se terminant peu avant l'apex de l'aile, dépassant nettement l'embouchure de R5. Sc relativement longue, se terminant le plus souvent au niveau de l'apex de la cellule basale, avant celle-ci seulement chez *C. hudsoni* et *tapleyi*, après l'apex chez *C. pendleburyi*. Sc2 absente ou réduite à une trace proche de la transverse humérale, plus distincte chez *C. flavicorne* et *funereum*, où elle se situe vers le niveau du milieu de la cellule basale. R1 subrectiligne, plus courte chez les espèces australes, où elle est inférieure aux deux tiers de la distance comprise entre la transverse humérale et l'apex de l'aile. R4+5 longue, en continuité avec R. R4 présente, oblique, courte, son apex proche de celui de R1. Fusion radiomédiane courte, subégale au pétiole de la fourche médiane ou plus courte, un peu plus longue chez *C. racovitzai*. Cellule basale très légèrement divisée par la base de M, présente sous forme de pli sclérifié. Toutes les nervures basses atteignant la marge de l'aile. Cu1b régulièrement courbée, Cu2 plus ou moins distincte. Anale longue, atteignant la marge alaire ou interrompue très peu avant, davantage chez *C. pendleburyi*.

Ciliation, face dorsale : C, R1, R4+5, R5, quelques macrochètes sur l'anale. Face ventrale : toutes les nervures nues sauf la costale.

Abdomen fortement aplati, régulièrement rétréci à la base et à l'apex chez le mâle, où les segments médians sont à peine plus larges que les autres. Au contraire, chez la femelle, progressivement élargi de la base vers l'apex, puis segment prégénital brusquement rétréci ; ainsi, les segments V-VI plus du double de la largeur du premier. Dernier segment génital apparent : VII chez le mâle, apex du VII seulement chez la femelle. Un sclérite intercalaire entre les sternites I et II. Chez le mâle, tergite VIII court, transverse, au plus inférieur de moitié au sternite, et cilié seulement à l'angle latéropostérieur.

Genitalia mâles (fig. 441-444, 454-489). — Tergite IX grand, non transverse, concave à l'apex (fig. 456, 459, 462, 465) dans le groupe *lineatum*, formé des espèces holarctiques et de *C. pendleburyi* (voir p. 500), encoché à la base dans le même groupe ainsi que chez *C. bimaculatum* et, légèrement, chez *C. leucoceras* (fig. 482, 485). Sternite IX absent ou fusionné. Segment X relativement bien développé par rapport au tergite IX, mais proportionnellement plus petit chez les espèces néo-zélandaises examinées. Dans le groupe *lineatum*, l'hypoprocte est petit et bilobé et porte des cils courts (fig. 455, 458, 461, 464). Chez les espèces chiliennes, il est prolongé en un long processus bifurqué (fig. 472-473), muni ou non de soies modifiées. Chez les espèces néo-zélandaises, il est allongé dorsoventralement en deux lames latérales sclérifiées et dénudées, sauf à l'apex (fig. 488-489). Cerques élargis et aplatis chez les espèces holarctiques ; *C. leucoceras* et *C. bimaculatum* se distinguent par la présence d'un petit sclérite additionnel entre les cerques (fig. 482, 485).

Gonocoxopodites presque entièrement séparés ventralement par une zone membraneuse de largeur variable. Synsclérite largement rebordé dorsalement de part et d'autre du tergite IX, la face dorsale reliée à la ventrale par un pont sclérifié et cilié entourant la base des gonostyles. Tube gonocoxal de longueur moyenne, sauf chez *C. racovitzai*, où il est particulièrement long (fig. 458), et *C. pendleburyi*, où il est au contraire plus court (fig. 464). Synsclérite dépourvu de soies modifiées ou de zones à ciliation plus serrée. Gonostyles simples, à insertion latérale, courts, sauf chez *C. racovitzai*, où ils sont

Source : MNHN, Paris

presque aussi longs que le tube gonocoxal (fig. 458). Apex et bord dorsal ou interne plus ou moins fortement armés de petites dents sclérifiées en nombre variable. Gonostyles nettement courbes chez les espèces néo-zélandaises (fig. 474, 477, 480, 483).

Dans le groupe de l'espèce-type, phallosome petit, n'occupant que la moitié ou un peu plus de la cavité du synsclérite, et distiphallus membraneux. Apodèmes gonocoxaux relativement larges mais peu sclérifiés chez *C. lineatum* (fig. 443) et *racovitzai*, plus fortement sclérifiés chez *C. johannseni* et *pendleburyi*. Paramères dorsaux bien sclérifiés, minces, sinueux en vue dorsale chez *C. lineatum* et *pendleburyi*. À l'apex, les paramères dorsaux sont élargis et réunis par une bandelette transverse prolongée en deux pointes postérieures, trés petites chez *C. racovitzai*, particulièrement bien développées, au contraire, chez *C. johannseni*. Paramères dorsaux et ventraux reliés latéralement par une lame peu sclérifiée. Apodème éjaculateur court chez l'espéce-type et *C. racovitzai*, plus fort et plus long chez les deux autres espèces. *C. pendleburyi* se distingue en outre par la présence de larges lobes auriculaires dorsaux en position préapicale.

Chez les espèces chiliennes et néo-zélandaises, le phallosome est mieux développé et occupe toute la longueur de la cavité hypopygiale. Les paramères dorsaux sont réunis á l'apex par une bande sclérifiée plus large (*cf.* fig. 486-487). Latéralement les paramères dorsaux et ventraux sont réunis par une lame bien sclérifiée, comme l'est aussi l'apodéme éjaculateur. Chez *C. flavicorne*, les apodèmes gonocoxaux forment une large lame trés sclérifiée. Ils ne diffèrent pas du groupe *lineatum* chez les autres espéces australes.

Le phallosome des espéces néo-zélandaises se distingue par la présence de cornes apicales recourbées ventralement, longues chez *C. bimaculatum, tapleyi* et *hudsoni* (fig. 487), courtes chez *C. leucoceras*, oú elles sont recourbées á 90°. L'apodéme éjaculateur est fortement sclérifié chez *C. hudsoni*. Les quatre espèces examinées se séparent de toutes les autres par le fait que les paramères ventraux sont prolongés par deux bras basaux qui atteignent le bord basal du synsclérite gonocoxal.

Genitalia femelles (*C. lineatum*, fig. 445-446). — Presque entièrement invaginés dans le segment VII, dont ne dépassent dorsalement que le tergite X, l'apex du sternite X et les cerques, ventralement l'apex du sternite VIII. Tergite VIII invaginé, membraneux. Sternite VIII entiérement divisé en deux longitudinalement, seule la partie apicale ciliée. Tergite IX membraneux, sternite IX peu sclérifié, totalement interne. Tergite et sternite X relativement mieux développés que chez *Keroplatus*, le sternite X nettement visible à l'extérieur. Cerques allongés, uniarticulés. Oviducte médian long et mince, atteignant la base du segment VII. Oviductes latéraux non cuticulaires. Sur les deux femelles de *C. lineatum* disséquées et colorées, une seule spermathéque, sphérique. Deux spermathéques chez l'autre espèce examinée sur ce point, *C. funereum*.

Larve. — Une seule espéce de *Cerotelion* est connue á l'état larvaire, *C. lineatum*, dont la larve a été décrite plus ou moins en détail par BRAUER (1883), MANSBRIDGE (1933), MADWAR (1937), TRIFOURKIS (1978) et PLACHTER (1979b). Les principales différences morphologiques et éthologiques entre *Cerotelion* et *Keroplatus* ont été mises en évidence par MATILE & BURGHELE-BALACESCO (1969) et MATILE (1971). La description qui suit est une synthése de ces diverses données, desquelles j'ai extrait principalement les caractéres susceptibles d'être de signification générique, et de mes propres observations inédites.

Larve IV (habitus : fig. 447). — De grande taille (en moyenne, longueur = 24,6 mm ; largeur = 1,65 mm) ; formée, outre la tête et les trois segments thoraciques, de neuf segments abdominaux, contrairement á ce qu'indique MAD-

FIG. 447. — *Cerotelion lineatum* (F.), larve dans sa toile. Modifié de Plachter (1979a).

Source : MNHN, Paris

WAR, qui n'en donne que huit. Cette erreur provient sans doute de la fine segmentation secondaire qui masque la segmention réelle sur les segments abdominaux I à VIII ; cette segmentation secondaire est moins accentuée sur les segments I et IX. La surface ventrale de la larve vivante est aplatie, sa surface dorsale est convexe ; cette différence n'est pas visible sur le matériel fixé.

Comme PLACHTER l'a montré, cette larve est propneustique : les stigmates abdominaux sont fermés. PLACHTER n'a pas fourni de données sur le stigmate prothoracique de *C. lineatum* ; il est simple, composé d'un anneau non sclérifié, invisible sans coloration en microscopie à transmission. Sa lumière a environ 0,01 mm de diamètre et donne dans une trachée : ce stigmate est donc fonctionnel.

Tête (fig. 448-449). — De forme quadrangulaire, en grande partie rétractile dans le premier segment thoracique. De couleur jaune brunâtre, sauf les socles antennaires, les pièces buccales et les marges ventrales et postérodorsales des gènes, qui apparaissent en noir ou brun-noir. Incisions génales postérodorsales distinctes, étroites et relativement profondes ; ventralement, gènes ne se rapprochant que sur un espace punctiforme. Pont tentorial non sclérifié, mais complet, contrairement á ce qu'indique TRIFOURKIS. Clypéofrons large, subtriangulaire, séparé complètement par une suture de la région labrale en avant, n'atteignant pas en arrière le niveau de la marge postérieure des gènes ; pas de suture coronale distincte. Antennes grandes, en verre de montre aplati. Stemmates réduits à une tache oculaire sombre, ventrale, située immédiatement en arrière des antennes.

Labre (fig. 452) relativement petit, membraneux, soutenu en arrière par un sclérite étroit. Un lobe médian, incisé à l'apex sur la ligne médiane, ses limites latérales moins nettes que chez *Keroplatus*. De nombreux filaments hyalins apicaux et quelques sensilles dorsales. Ventralement, aspect fortement sétuleux dû à d'épaisses touffes de filaments non sclérifiés. Épipharynx membraneux, portant de courtes rangées de spinules et soutenu par un sclérite postérieur en U. Prémandibules bien développées, avec 6-8 dents recourbées.

Mandibule (fig. 451) rectangulaire, face dorsale convexe, face ventrale plus aplatie. Dernière dent apicale de direction opposée à celle des autres dents, mais ne formant pas un véritable diastema. Face dorsale denticulée à l'apex. Prostheca bien développée. Maxille (fig. 450) : stipes à apophyse courte, représentant environ le quart de la partie distale. Suture maxillaire distincte, lobe maxillaire bordé d'une rangée de dents fines et portant une protubérance marginale non sclérifiée ; deux sensilles circulaires et deux trichoïdes. Palpe maxillaire membraneux, denté à l'apex, portant des sensilles circulaires et trichoïdes. Cardo triangulaire, avec deux longues soies claires le long de la marge antérieure. Cadre hypopharyngien réduit, membraneux sur la plus grande partie de sa longueur. L'ensemble labium-hypopharynx est représenté figure 453.

Thorax. — Segments rectangulaires, lisses et subégaux, peu pigmentés. Une paire de stigmates simples sur le prothorax (*cf. ante*).

Abdomen. — Segment I peu annelé et moins coloré que les suivants, ceux-ci fortement annelés et ornés de bandes circulaires de pigment rouge violacé. Pas de bourrelets locomoteurs, mais les segments I-VIII avec 8 à 12 rangées de spinules serrées, disposées en groupes plus ou moins réguliers ; également des rangées plus courtes de spinules élargies et aplaties, et des groupes de spinules triangulaires. Anus en position terminale, encadré de deux paires de papilles.

Biologie. — La biologie de *C. lineatum* a été étudiée relativement sommairement par les auteurs énumérés plus haut. Les renseignements les plus détaillés sont ceux donnés par MANSBRIDGE (1933). La larve de cette espèce se rencontre dans des biotopes très humides et peu ventilés, surtout dans et sous les troncs d'arbres en état de pourriture avancée, partiellement détruits par les champignons et fortement imprégnés d'humidité. L'espèce a notamment été élevée, dans ces conditions, sur *Auricularia mesenterica* (EDWARDS, 1925 ; MADWAR, 1937), *Serpula lacrymans* (SHARP, *in* KIDD, 1962) et *Stereum rugosum* (TRIFOURKIS, 1977). HUTSON, ACKLAND & KIDD (1980) la citent encore comme vivant parfois dans les maisons, peut-être associée à la mérule (c'est peut-être à cette association que se rapporte la présence de *C. lineatum* dans les caves étayées du Château-des-Ducs, à Nantes, que je rapportais dès 1959).

Les larves peuvent être relativement proches les unes des autres, et même parfois partager une partie de leur toile, encore qu'elles ne puissent être qualifiées de grégaires comme celles de

Source : MNHN, Paris

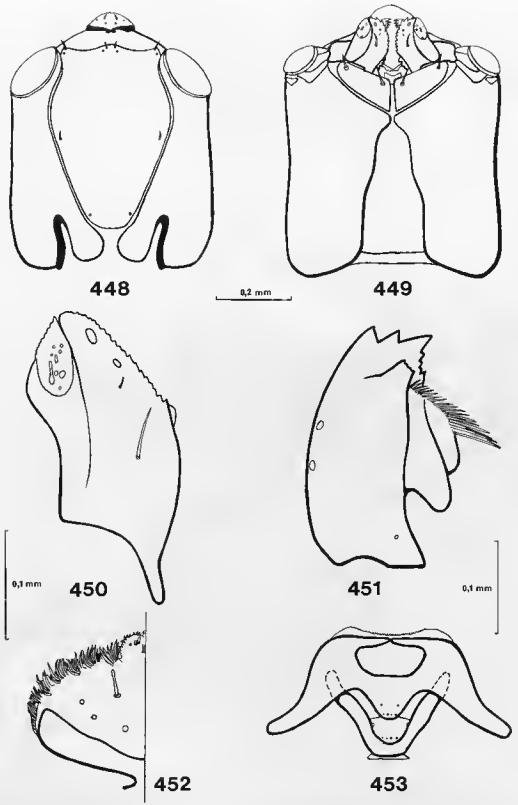


FIG. 448-453. — *Cerotelion lineatum* (F.), larve, tête : 448, vue dorsale ; 449, ♂, vue ventrale ; 450, stipes de la maxille, vue ventrale ; 451, mandibule, vue ventrale ; 452, labre, vue dorsale ; 453, sclérites du labium-hypopharynx, vue ventrale.

Source : MNHN, Paris

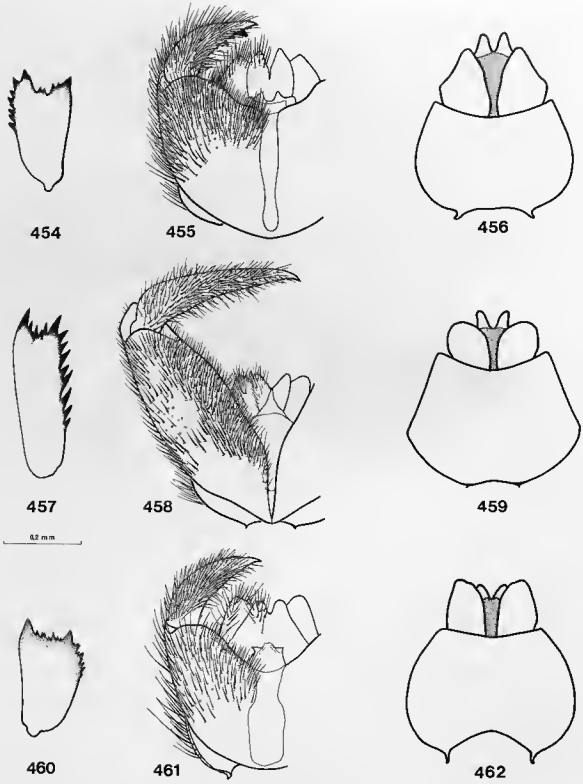


FIG. 454-462. — Genitalia mâles des *Cerotelion* holarctiques : 454, *C. lineatum* (F.), gonostyle, vue latérale ; 455, d°, hypopyge, vue ventrale ; 456, d°, tergite IX et proctigère, vue dorsale ; 457, *C. racovitzai* Mat. & Burgh.-Bal., gonostyle, vue latérale (paratype) ; 458, d°, hypopyge, vue ventrale ; 459, d°, tergite IX et proctigère, vue dorsale ; 460, *C. johannseni* (Fish.), gonostyle, vue latérale ; 461, d°, hypopyge, vue ventrale ; 462, d°, tergite IX et proctigère, vue dorsale.

Ciliation des gonostyles et de l'ensemble tergite IX-proctigère non représentée.

Source : MNHN, Paris

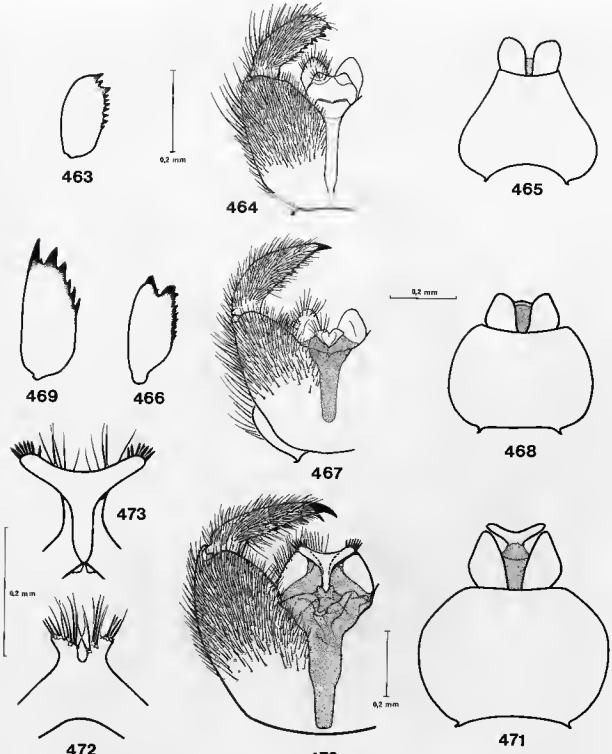


FIG. 463-473. — Genitalia mâles des *Cerotelion* orientaux et chiliens ; 463, *C. pendleburyi* n. sp., gonostyle, vue latérale (holotype) ; 464, d°, hypopyge, vue ventrale ; 465, d°, tergite IX et cerques, vue dorsale ; 466, *C. funereum* (Freem.), gonostyle, vue latérale ; 467, d°, hypopyge, vue ventrale ; 468, d°, tergite IX et proctigère, vue dorsale ; 469, *C. flavicorne* (Freem.), gonostyle, vue latérale ; 470, d°, hypopyge, vue ventrale ; 471, tergite IX et proctigère, vue dorsale ; 472, *C. funereum*, hypoprocte, vue ventrale ; 473, *C. flavicorne*, d°.
Ciliation des gonostyles et de l'ensemble tergite IX-proctigère non représentée.

Source : MNHN, Paris

Keroplatus reaumurii et *tipuloides*. La toile est abondante, profuse, peu organisée, et peut parfois occuper des cavités considérables : MANSBRIDGE cite ainsi 15,25 × 2,5 × 3,8 cm. Les gouttes de salive fixées sur les fils atteignent un diamètre de 2 mm en moyenne. Le réseau s'étend dans les trois dimensions (MATILE & BURGHELE-BALACESCO, 1969), s'opposant en cela à celui des *Keroplatus*. Cependant, MANSBRIDGE cite une toile laminaire exceptionnelle atteignant 30 cm^2 ; il est permis de se demander si l'auteur britannique n'a pas eu ici affaire à une colonie mixte renfermant *C. lineatum* et un *Keroplatus* du groupe *testaceus*, comme j'en ai parfois rencontré dans la nature, en l'occurrence avec *K. reaumurii* (France : Richelieu, Indre-et-Loire ; Iran : Gorgan, Assalem, *cf.* p. 271). MANSBRIDGE cite également un cas de cannibalisme occasionnel.

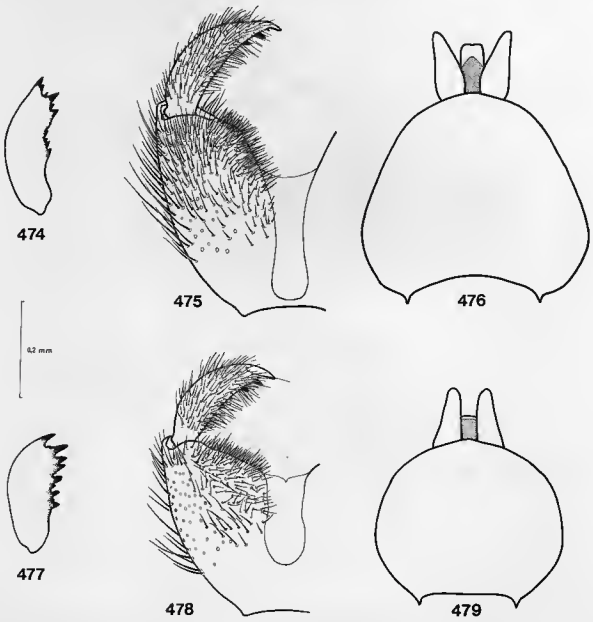


FIG. 474-479. — Genitalia mâles des *Cerotelion* néo-zélandais (*part.*) : 474, *C. hudsoni* (Marsh.), gonostyle, vue latérale ; 475, ♂, hypopyge, vue ventrale ; 476, ♂, tergite IX et proctigère ; 477, *C. tapleyi* Edw., gonostyle, vue latérale ; 478, ♂, hypopyge, vue ventrale ; 479, ♂, tergite IX et proctigère, vue dorsale.
Ciliation des gonostyles et de l'ensemble tergite IX-proctigère non représentée.

Source : MNHN, Paris

SÉGUY (1940) affirme que la larve est zoophage « et peut attaquer de petits Isopodes ou des Collemboles ». Ceci repose sur une lecture hâtive de MANSBRIDGE, qui dit n'avoir qu'en deux occasions trouvé des animaux dans les toiles de *Cerotelion* : *Trichoniscus pusillus, Porcellio scaber* et un Collembole indéterminé. MANSBRIDGE ajoute : « In neither case was there definite evidence of their being eaten ». Par contre ce même auteur a fréquemment observé des larves se nourrissant sur les mycelium. Au laboratoire, ces larves ont refusé, et même évité les petits insectes et les Enchytréides disposés sur le chemin, mais se sont volontiers nourris de larves mortes d'insectes. La zoophagie, en l'occurrence, semble réduite à l'éventuelle attaque d'une proie dans l'incapacité de se mouvoir, puisque le cas de cannibalisme cité par MANSBRIDGE concerne une larve ayant dévoré une nymphe.

La nymphose a lieu sans cocon, à l'abri d'une toile plus serrée formant un toit ovale. En Grande-Bretagne, au laboratoire et en juin, MANSBRIDGE a obtenu l'éclosion des imagos en 11 jours. Je l'ai eue en six jours à Richelieu (Indre-et-Loire), au mois d'août.

Répartition. — Régions holarctique, néotropi-

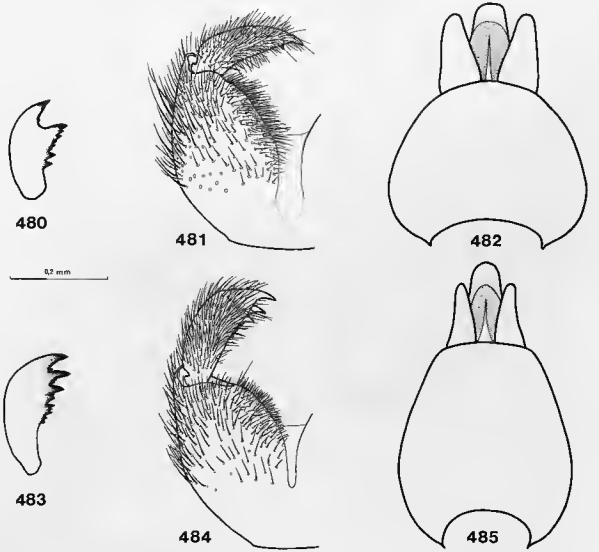


FIG. 480-485. — Genitalia mâles des *Cerotelion* néo-zélandais (*part.*) : 480, *C. leucoceras* (Marsh.), gonostyle, vue latérale ; 481, ♂, hypopyge, vue ventrale ; 482, ♂, tergite IX et proctigère, vue dorsale ; 483, *C. bimaculatum* Tonn., gonostyle, vue latérale ; 484, ♂, hypopyge, vue ventrale ; 485, ♂, tergite IX et proctigère, vue dorsale.
Ciliation des gonostyles et de l'ensemble tergite IX-proctigère non représentée.

Source : MNHN, Paris

cale (sous-région chilienne), australasienne (Nouvelle-Zélande) et orientale (Malaisie).

Matériel examiné. — Toutes les espèces décrites sauf *C. dendyi* (Marshall), *niger* Tonnoir et *vitripennis* Tonnoir, toutes trois de Nouvelle-Zélande. Également l'espèce malaise décrite ci-dessous.

Cerotelion pendleburyi n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3,5 mm. Teinte générale rousse. Calus ocellaire brun, ocelles externes éloignés de la marge oculaire par un peu moins de leur propre diamétre. Antennes : scape et pédicelle jaunes, le scape avec un bec très faible. Face et palpes jaunes, ces derniers très courts.

Scutum roux, portant deux minces bandes longitudinales brunes, élargies sur les calus huméraux, fusionnées avant le scutellum. Pas de soies scutellaires discales, une rangée de marginales serrées. Médiotergite dénudé, non saillant en arrière du scutellum. Pattes jaunes, les éperons concolores mais brunis par la pilosité. Hanches II-III légèrement brunies á la face externe, les III avec 2-3 soies postérieures. Protarse I à peine plus long que le tibia (7 : 6,5).

Ailes jaunes, la marge antérieure brunie jusqu'á la nervure R5. Costale dépassant fortement R5 mais se terminant avant l'apex de l'aile. Sous-costale longue, se terminant au niveau de l'apex de la fusion radiomédiane ; sc2 absente. Fusion radiomédiane bien plus courte que le pétiole de la fourche médiane (0,5 : 3). R4+5 bien plus longue que R5, en continuité avec elle. Anale interrompue avant la marge de l'aile. Cu1b avec quelques cils basaux, anale ciliée sur presque toute la longueur.

Abdomen roux, les segments VII-VIII et l'hypopyge brun. Tergite VIII en bande étroite. Hypopyge (fig. 463-465) : tergite IX hexagonal, concave á l'apex. Cerques moins larges que chez *C. lineatum*. Hypoprocte pas plus long que les cerques, cilié à l'apex, oú il est légérement échancré. Gonocoxopodites en tubes courts, le pont sclérifié entourant la base des gonostyles étroit. Fente gonocoxale étroite. Gonostyles de longueur moyenne, á dents dorso-internes petites et inégales, une apicale et une préapicale plus fortes. Phallosome petit. Apodémes gonocoxaux peu élargis, fortement sclérifiés. Paraméres dorsaux bien sclérifiés, élargis en deux lobes auricu-

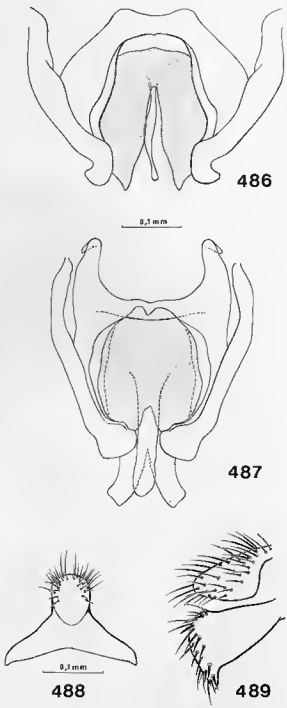


FIG. 486-489. — Détails des genitalia mâles de quelques *Cerotelion* : 486, *C. funereum* (Freem.), phallosome et apodémes gonocoxaux, vue dorsale ; 487, *C. hudsoni* (Marsh.), ♂, 488, *C. leucoceras* (Marsh.), hypoprocte, vue ventrale ; 489, *C. bimaculatum* Tonn., apex des cerques et hypoprocte, vue latérale.

Source : MNHN, Paris

laires préapicaux, des pointes apicales distinctes. Paramères ventraux bien sclérifiés, surtout en arrière. Apodème éjaculateur fort et long.

Holotype mâle : Péninsule malaise : Selangor, Bukit Kutu, 3 500 ft., 7.09.1924 (*H.M. Pendlebury*). Holotype au British Museum (Nat. Hist.), Londres. L'espèce est dédiée à son inventeur, lépidoptériste et grand récolteur d'Insectes en Malaisie. Elle appartient au groupe *lineatum*, au sein duquel on la reconnaîtra notamment par la longueur de la sous-costale et de l'anale, ainsi que par les caractères génitaux.

Genre Ctenoceridion Matile

Ctenoceridion Matile, 1972b : 167. Espèce-type : *Ctenoceridion freemani* Matile, 1972b, par désignation originale.

J'ai proposé ce genre pour une espèce d'Afrique du Sud dont je soulignais qu'en dépit de ses antennes pectinées, elle avait des affinités avec *Heteropterna* Skuse (voir aussi Matile, 1981c). Matile & Duret (1987) ont ensuite fait connaître l'existence du genre dans la région néotropicale, où il est représenté par une espèce mexicaine, *Ct. inexpectatum*, pour laquelle ils établissaient le sous-genre *Gymnoceridion*. J'ai pu examiner récemment une espèce de *Ctenoceridion s. str.* du Sulawesi, décrite ci-dessous sous le nom de *Ct. wallacei*. Cette espèce, qui ne m'était pas connue au moment de la rédaction de ma thèse, ni de la note de 1987, permet non seulement d'étendre la répartition du genre á la région orientale, mais aussi d'en émender la diagnose de quelques caractères.

Sous-genre Ctenoceridion s. str.

♂ (habitus : fig. 490) ♀. — *Tête* (fig. 491-492) arrondie, peu aplatie chez l'espèce-type, trés nettement chez *Ct. wallacei*, un peu plus large que haute. Occiput saillant au-dessus des yeux (espèce-type), ou les dépassant à peine (*Ct. wallacei*), couvert de courtes soies couchées, les ventrales plus longues. Trois ocelles, le médian beaucoup plus petit que les latéraux, punctiforme, les latéraux de taille moyenne, éloignés de la marge oculaire par plus du triple de leur propre diamètre. Ocelle médian situé un peu en avant des latéraux. Calus commun tritubercule, prolongé en arrière par un court sillon sagittal. Yeux grands, occupant plus de la moitié, mais moins des deux tiers, de la face latérale de la tête, chez l'espèce-type, occupant presque toute cette face chez *Ct. wallacei* ; largement mais peu profondément encochés au-dessus de la base des antennes. Pilosité oculaire bien développée. Front large, un sillon médian large et peu profond, deux calus latéraux bien distincts ; tubercule frontal court. Chez l'espèce-type, antennes pectinées, de 2+14 articles. Scape prolongé ventralement par un bec court ; pédicelle discoïde, sans bec. Mâle : flagellomères 1 à 12 longuement pectinés ventralement, 13 á pecti-

Fig. 490. — *Ctenoceridion (Ct.) freemani* Mat., habitus du mâle.

Source : MNHN, Paris

nation courte, 14 non pectiné mais large et arrondi à l'apex (fig. 493). Femelle : pectinations bien plus courtes, flagellomères 13 et 14 larges mais non pectinés (fig. 494). Dans les deux sexes, des macrochètes dorsaux bien développés et des ventraux apicaux courts et spiniformes, en nombre décroissant de la base vers l'apex (fig. 495). Chez *Ct. wallacei* (mâle seulement), pédicelle avec un bec prononcé, et flagellomère 13 pas vraiment pectiné, seulement légèrement prolongé ventralement sous le 14. Face dénudée, large chez l'espèce-type, fortement rétrécie chez *Ct. wallacei*, en grande partie membraneuse, ses limites peu distinctes. Clypéus ciliè, saillant, mais dépassant à peine le bord antérieur des yeux. Trompe réduite, ne dépassant pas le bord ventral des yeux. Labre et hypopharynx membraneux. Labelles courtes, en lame ciliée à la face externe, membraneuse à la face interne. Palpes très réduits. Palpifère petit, sclérifié et cilié en dehors, membraneux en dedans. Un seul palpomère, globuleux, plus court que les labelles, membraneux à la face interne, sans crypte sensorielle visible.

Thorax (fig. 496) peu arqué. Prothorax normal, rétréci sur la ligne médiane. Prosternum peu saillant, cilié sur les côtés. Angle postéroventral du proépimère situé au-dessous de la suture anapleurale. Scutum à pilosité serrée, uniformément répartie, plus longue latéralement et dans la région préscutellaire. Scutellum bien développé, semi-circulaire, chez l'espèce-type, plus étroit chez *Ct. wallacei* ; portant de nombreuses soies, les marginales longues, les discales plus courtes. Médiotergite dénudé, saillant, anguleux, mais ne dépassant pas en arrière le niveau de l'apex du scutellum. À la base, sous celui-ci, une grande aire triangulaire membraneuse, s'étendant sur la moitié de la hauteur du médiotergite chez l'espèce-type (fig. 497) sur un peu plus chez *Ct. wallacei*. Pas de soies scabellaires. Pleures entièrement dénudées sauf le proépisterne, et quelques minuscules mésanépisternales dorsales. Une profonde fissure anépisternale ; anépisterne séparé du mésépimère par une zone membraneuse dorsale. Suture médiopleurale fortement anguleuse, fosse médiopleurale bien distincte. Latérotergite fortement saillant, son grand axe très oblique. Mésépimère relativement peu rétréci ventralement. Métépisterne bien plus large que haut.

Pattes. — Hanches de longueur moyenne, les II-III plus courtes que les I. Hanches 1 ciliées à la face antérieure et sur la plus grande partie de la face externe, également des soies postérieures apicales. Hanches II ciliées à la face antérieure et sur une grande partie de la face externe, III sur l'arête postérieure, la ciliation débordant sur la face externe. Pas de soies postérieures II-III. Fémurs normaux, pilosité couchée, les soies ventrales un peu plus longues que les dorsales. Tous les fémurs avec une étroite bande dénudée ventrale. Tibias régulièrement élargis de la base vers l'apex, les postérieurs plus fortement. Microchètes tibiaux irrégulièrement disposés. Peigne tibial I hyalin, invisible sans préparation microscopique ; pas de zone sensorielle. Tibia II avec quelques soies entre les éperons et un peigne postérieur grand, mais hyalin et peu visible. Tibia III avec la série complète des trois peignes, également hyalins, quoique bien visibles. Chez *Ct. wallacei*, les deux exemplaires disponibles sont mutilés, et les tibias II manquent ; peigne I jaune, bien visible, et au moins le peigne postérieur III noir. Éperons 1 : 2 : 2. Éperon I subégal à la largeur apicale du tibia. Internes II-III à peine plus longs, externes bien plus courts que cette largeur. Chez *Ct. wallacei*, éperon interne III environ double de la largeur apicale du tibia, éperon externe subégal à cette largeur. Tibia I sans macrochètes, II-III avec quelques dorsaux, postérieurs et ventraux. Tarses courts ; protarse I environ de même longueur que le tibia, les II-III bien plus courts que leurs tibias respectifs, notamment le protarse III, épaissi mais atteignant seulement la moitié de la longueur du tibia. Protarses II et III portant des microchètes disposés en rangées régulières, et fortement spinuleux ventralement. Griffes mâles courtes et épaisses, spinuleuses à la base et serrulées à l'apex ; femelles : griffes courtes et minces dans la moitié apicale, moitié basale spinuleuse.

Ailes (fig. 498) courtes et larges, la membrane dépourvue de macrotriches en dehors du champ anal, sauf quelques-uns entre M4 et CuIb. Costale dépassant largement l'apex de R5 mais n'atteignant pas l'extrémité de l'aile. Sc courte, se terminant à peu près au niveau de la base du pétiole de la fourche médiane ; sc2 absente. R1 longue, R4 présente, courte, oblique, son extrémité proche de celle de R1. R4+5 et R5 rectilignes, formant un angle prononcé, R5 beaucoup plus courte que R4+5. Cellule basale petite, indistinctement divisée en deux par une trace de la base de la médiane. Fusion radiomédiane plus courte que le pétiole de la fourche

Source : MNHN, Paris

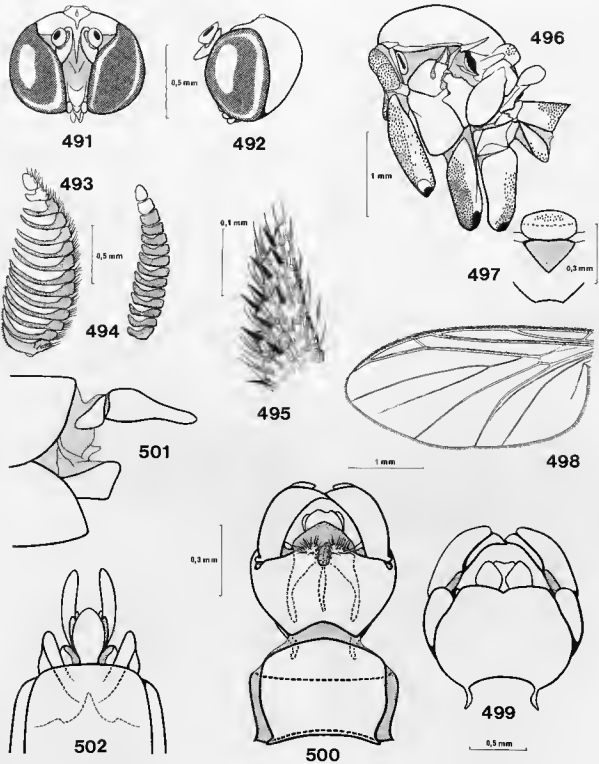


FIG. 491-502. — *Ctenoceridion (Ct.) freemani* MAT. : 491, tête, vue frontale ; 492, d°, vue latérale ; 493, mâle, antenne, d° ; 494, femelle, d° ; 495, apex d'une pectination antennaire, mâle, d° ; 496, thorax, hanches et segment abdominal I, d° (ciliation scutale non représentée) ; 497, aire membraneuse sous-scutellaire, vue caudale ; 498, aile, face dorsale ; 499, hypopyge mâle, vue dorsale ; 500, d°, vue ventrale ; 501, terminalia femelles, vue latérale ; 502, d°, vue ventrale.

Source : MNHN, Paris

médiane. M2 interrompue avant la marge de l'aile. Cu1b peu courbée, anale complète.

Ciliation, face dorsale : C, R1, R4+5, R5, quelques chétules sur la fusion radiomédiane et quelques-uns, largement séparés, sur l'anale. Chez *Ct. wallacei*, base de R4+5, fusion radiomédiane et anale dénudées. Face ventrale : toutes les nervures nues sauf la costale.

Abdomen mâle de sept segments apparents avant l'hypopyge, le VIII parfois visible á l'apex ; cylindrique aplati, les sternites aussi bien développés que les tergites. Abdomen femelle également de sept segments prégénitaux, cylindrique au niveau des deux premiers segments, conique au III, puis fortement aplati dorsoventralement. Un sclérite intermédiaire entre les sternites I-II.

Genitalia mâles (fig. 499-500, 503). — Tergite IX bien développé, plus large que long, sa marge basale renforcée par une sclérification en arceau très distincte, qui se prolonge de chaque côté par un processus recourbé dépassant largement la base des gonocoxopodites. Cerques petits, ciliés en dehors ; hypoprocte un peu plus long que les cerques, rebordé á la marge apicale, cilié ventralement, et dorsalement au niveau du rebord apical. Sternite IX absent ou fusionné.

FIG. 503. — *Ctenoceridion (Ct.) wallacei* n. sp., hypopyge mâle, vue ventrale.

Gonocoxopodites largement réunis ventralement sur la ligne médiane, mais séparés á l'apex par une encoche membraneuse et portant á ce niveau des soies épaissies. Encoche membraneuse courte et étroite chez l'espèce-type (fig. 500), longue et triangulaire chez *Ct. wallacei* (fig. 503). Dorsalement, gonocoxopodites rebordés, mais largement ouverts. Marges dorsale et ventrale, de chaque côté, reliées par un pont sclérifié en bandelette mince, entourant la base des gonostyles. Gonostyles à insertion ventrale, en forme de demi-cylindre fermé á la face interne, les faces dorsale et ventrale inégales, formant ainsi deux lobes peu prononcés. Chez *Ct. wallacei*, gonostyles en lame aplatie. Phallosome de taille moyenne, bien sclérifié dorsalement, les paramères dorsaux réunis en V à l'apex ; face ventrale entiérement membraneuse.

Genitalia femelles (fig. 501-502 ; *Ct. freemani* seulement). — Tergite VIII entiérement membraneux. Sternite VIII de taille moyenne, divisé sagittalement en deux lobes largement séparés, presque entiérement recouvert ventralement par le VII. Tergite et sternite IX non observés, membraneux. Tergite X transverse, bien sclérifié sauf au milieu, où il est fortement rétréci ; cilié, sauf sur le disque. Cerques allongés, de grande taille, uniarticulés. Sternite X bien développé, ovale.

Larve et biologie inconnues.

Répartition. — Région afrotropicale (Afrique du Sud) et orientale (Sulawesi).

Matériel examiné. — Les deux espèces connues.

Ctenoceridion (Ct.) wallacei n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 2,4 mm. Tête : occiput noir à légére pruinosité argentée. Antennes : scape brunâtre, pédicelle blanc argenté, sauf le bec, bruni ; flagelle brun, sauf la base du premier flagellomére, blanc argenté, le flagellomére 12, jaunâtre à prolongement ventral brun clair, et les deux derniers flagellomères, blanc argenté. Face, trompe et palpes jaunes.

Source : MNHN, Paris

Thorax : prothorax jaune, largement bruni latéralement. Scutum brun, marqué de trois larges bandes longitudinales jaunes, la médiane élargie en avant jusqu'aux calus huméraux et renfermant une tache triangulaire antérieure brun-roux. Scutellum brun, médiotergite jaune. Sclérites pleuraux bruns, le katépisterne marqué d'une large bande dorsale jaune.

Pattes : hanches I jaunes, brunies à la base de la face externe ; hanches II-III brunes, les II jaunies à la base. Fémurs et tibias jaunes, le fémur III largement bruni à l'apex. Tarses I jaunes, tarses III bruns.

Ailes jaunes, la marge antérieure brune à l'exception de deux taches jaunes, située l'une après l'apex de Sc, l'autre après celui de R4. De plus, apex de l'aile, au-dessous de la bande antérieure, légèrement bruni. Balanciers : pédicelle jaune, capitule bruni.

Abdomen : tergite I entièrement brun. Tergites II-IV jaune clair, étroitement bordés de brun à l'apex, et portant l'ornementation suivante : II avec la trace d'une étroite bande postbasale brune ; III avec un chevron postbasal brun ; IV avec une large bande postbasale brune. Tergite V brun à bande basale jaune, tergites suivants uniformément bruns. Sternites : I brun ; II-III bruns avec deux grandes taches latérales jaunes qui se rejoignent largement, à l'apex du sternite, formant ainsi une bande transversale. Sternite IV brun avec deux taches latérales jaunes, ovales ; sternites suivants bruns. Hypopyge (fig. 503) brun, l'apex des gonostyles jaunes.

Variations. — Le paratype a toutes les marques brunes des tergites abdominaux II-IV sous la forme de faibles et larges bandes ; taches sternales jaunes plus étendues.

Holotype mâle : NMW Indonesia Expedition 1985 (Project Wallace) NMWZ 1985.078. Sulawesi, Utara, Dumogo-Bone N.P., Toraut, 0°34′ N, 123°54′ E, 214 m, Malaise trap sample, forest edge, Sungai Tumpah, 13-21.07.1985 (*A.H. Kirk-Spriggs*). Un paratype mâle : d°, 21-23.07.1985. Holotype au National Museum of Wales, Cardiff, paratype au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Sous-genre Gymnoceridion Matile & Duret

Gymnoceridion Matile & Duret, 1987 : 301. Espèce-type : *Ctenoceridion* (*Gymnoceridion*) *inexpectatum* Matile & Duret, 1987, par désignation originale.

♂. — Diffère principalement de *Ctenoceridion s. str.* par le prosternum dénudé, le scutellum sans soies discales, les tibias II-III dépourvus de macrochètes, l'absence de macrochètes spiniformes sur les digitations ventrales des flagellomères antennaires, la face sclérifiée (fig. 505) et le médiotergite saillant en arrière du scutellum.

Par ailleurs, le bec du scape de l'antenne est plus court (fig. 504), tandis que le pédicelle est pourvu d'un petit bec (absent chez *Ct. freemani*, mais présent chez *Ct. wallacei*). Yeux aussi développés que chez *Ct. wallacei*, et face aussi étroite. Le latérotergite est moins oblique, l'aire membraneuse sous-scutellaire est plus grande, occupant les deux tiers de la hauteur du médiotergite (fig. 506). Tibias III brusquement élargis à partir du tiers apical (fig. 508). Peignes tibiaux non hyalins, au contraire sombres et bien visibles, y compris celui du tibia antérieur. Éperon tibial antérieur et éperons internes II-III un peu plus longs que chez *Ctenoceridion freemani*. Ailes plus vivement colorées à la marge antérieure (fig. 507).

Les genitalia mâles (fig. 509-510) sont du même type que dans le sous-genre nominatif, mais le tergite IX est beaucoup plus long que large. Les gonocoxopodites sont séparés ventralement par une large zone membraneuse, et les gonostyles sont en lame légèrement concave, très inégalement séparée en deux lobes, l'un, dorsal, large, l'autre, ventral, étroit, comme chez *Ct. wallacei*.

Femelle, larve et biologie inconnues.

Répartition. — Région néotropicale (Mexique).

Matériel examiné. — L'espèce-type.

Source : MNHN, Paris

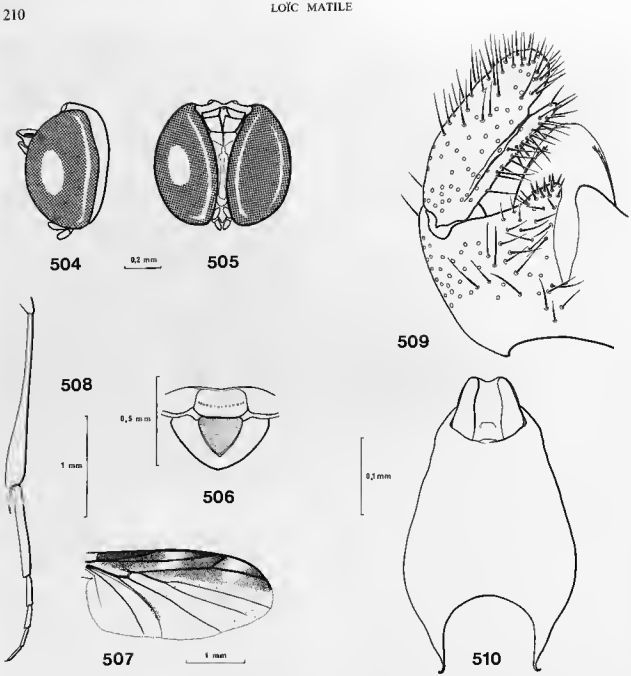


FIG. 504-510. — *Ctenoceridion (Gymnoceridion) inexpectatum* Mat. & Duret : 504, tête, vue latérale ; 505, ♂, vue frontale ; 506, aire membraneuse sous-scutellaire, vue caudale ; 507, ornementation alaire ; 508, tibia et tarse III ; 509, hypopygе mâle, vue ventrale ; 510, tergite IX et proctigère, vue dorsale (ciliation non représentée). D'après Matile & Duret (1987).

GENRE DURETINA N. GEN.

Espèce-type : *Platyroptilon dureti* Lane, 1956.

Je propose ce nouveau taxon pour *Platyroptilon dureti* Lane **(n. comb.)**, espèce qui n'a longtemps été connue que par l'holotype mâle, capturé au Brésil, État de Minas Gerais, par J. P. DURET. En 1965, L. PEÑA faisait parvenir à celui-ci deux autres exemplaires, d'Ecuador : il s'agissait en fait de deux femelles appartenant peut-être à deux espèces différentes, aucune ne correspondant très bien à la description originale

Source : MNHN, Paris

(DURET, 1979). J'ai pu depuis examiner quatre mâles de *P. dureti*, deux de Trinidad et deux de la Jamaïque, ainsi que l'holotype de LANE. L'étude de ce dernier montre que la description originale n'est pas très exacte. Ainsi, LANE affirme que les microchètes tibiaux sont irrégulièrement disposés. L'holotype ne possède que la paire de pattes antérieures et la patte postérieure gauche : celle-ci a été collée sur une paillette, la face interne vers le haut : les microchètes y sont bien disposés irrégulièrement, mais ils sont en rangées régulières à la face externe, comme chez *Platyroptilon*. Un groupe de trois microchètes anépisternaux a échappé à LANE et son dessin de l'aile est inexact en ce sens que la sous-costale dépasse nettement la base de R. Dans ces conditions, je pense que la femelle du type *a* de DURET, par la coloration et la nervation alaires, correspond bien à *dureti* ; celle du type *b* représente sans doute une espèce inédite.

DURET (1979) a déjà fait remarquer que *P. dureti* n'avait probablement pas sa place dans le genre *Platyroptilon* en raison des différences de structure des genitalia mâles, des pectinations antennaires moins développées, de la réduction de l'angle anal, ainsi que de la disposition irrégulière des microchètes tibiaux chez l'exemplaire de LANE (mais on a vu que ce dernier caractère correspondait à une impression dans l'observation). Le nouveau genre *Duretina* se distinguera de *Platyroptilon* par les caractères suivants : pectinations antennaires moins longues ; yeux très développés ventralement ; ailes vivement colorées ; Sc2 absente ; angle anal réduit ; anépisterne cilié ; protarse 1 très allongé, atteignant le double de la longueur du tibia. Genitalia mâles ; tergite IX moins large, laissant visible dorsalement une bonne partie des gonocoxopodites. Gonocoxopodites et sternite IX fusionnés, mais le territoire de ce dernier visible sous forme d'une aire triangulaire basale bien délimitée. Gonostyles profondément bilobés, le lobe interne garni de spinules apicales. Paramères dorsaux bien développés et libres sur presque toute leur longueur.

Derivatio nominis. — Le genre est dédié à mon collègue et ami le Dr. José Pedro DURET, éminent spécialiste des Mycetophiloidea néotropicaux, qui en a le premier souligné l'originalité. Genre : féminin.

♂. — *Tête* (fig. 511-512) arrondie et aplatie, presque aussi haute que large, un peu plus large ventralement que dorsalement, en grande partie occupée par les yeux, notamment les faces latérales et ventrale. Occiput couvert de courtes soies couchées, plus longues vers la marge oculaire et surtout sur le calus ocellaire. Trois ocelles, le médian punctiforme, les latéraux bien développés, éloignés du bord de l'œil par un peu plus de leur propre diamètre. Calus ocellaire bien délimité mais peu saillant. Yeux longuement, mais peu profondément échancrés au-dessus de l'insertion des antennes ; ciliation courte et serrée. Front large et nu, sillon frontal large mais à bords mousses, calus frontaux peu développés. Antennes (fig. 513) : scape et pédicelle petits, en entonnoir, sans bec prolongé en avant. Flagellomères réduits à 11, le premier prolongé en bec ventral, les 2 à 7 pectinés, les pectinations bien moins longues que chez *Platyroptilon* ; flagellomères 8 à 11 simples, jaunes ou blancs, les 10-11 partiellement fusionnés. Des macrochètes dorsaux et ventraux sur tous les flagellomères, également des latéraux sauf sur les pectinations. Face très étroite, peu sclérifiée sauf médialement. Clypéus peu saillant, ne dépassant pas le bord antérieur des yeux, portant deux paires de macrochètes. Trompe très réduite, à peine visible. Palpes formés par le palpifère et un seul petit palpomère, dressé en avant et portant une crypte sensorielle ventrale et interne.

Thorax (fig. 514). — Prothorax peu développé, recouvert dorsalement par le scutum sur la ligne médiane. Prosternum couvert de macrochètes couchés. Angle postéroventral du proépimère situé au-dessous de la suture anapleurale. Scutum peu bombé, uniformément recouvert de macrochètes serrés, courts, sauf aux marges latérales et préscutellaires. Scutellum semi-circulaire, portant des soies discales courtes et des apicales plus longues. Médiotergite dénudé, anguleux arrondi, fortement saillant en arrière du scutellum ; aire membraneuse sous-scutellaire réduite. Pas de soies scabellaires. Pleures entièrement nues sauf la propleure et l'anépisterne, ce dernier avec seulement quelques soies dorsales ; pas de fissure anépisternale. Suture médiopleurale peu anguleuse, fosse médiopleurale profonde. Latérotergite à grand axe moins oblique que chez *Platyroptilon*, très saillant au-dessus du métépisterne, ce dernier bien plus large que haut, mais indistinctement séparé de la membrane coxopleurale.

Pattes. — Hanches subégales. Hanches I ci-

Source : MNHN, Paris

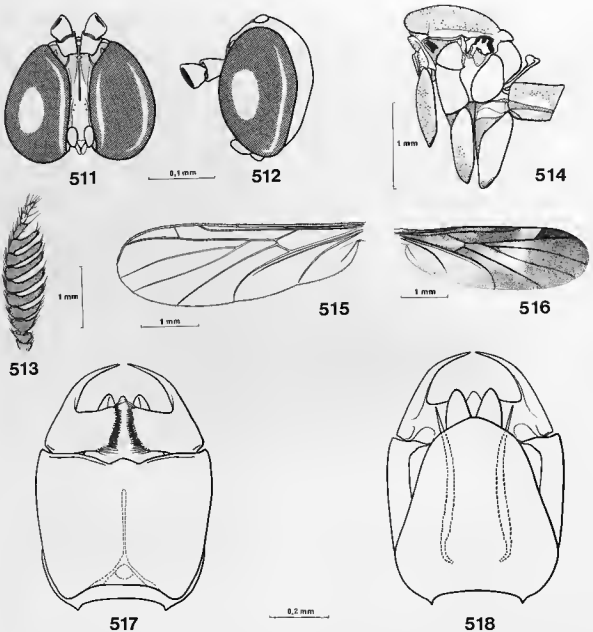


FIG. 511-518. — *Duretina dureti* (Lane) : 511, tête, vue frontale ; 512, ♂, vue latérale ; 513, antenne mâle, ♂ ; 514, thorax, hanches et segment abdominal I, ♂ ; 515, aile, face dorsale ; 516, ♂, ornementation ; 517, hypopyge mâle, vue ventrale ; 518, ♂, vue dorsale.

liées sur la face antérieure et la plus grande partie de la face externe, II sur la moitié ventrale de l'antérieure et, en partie, de l'externe, III à la marge ventrale de la face externe (fig. 514). Pas de soies coxales postérieures. Fémurs normaux à pilosité courte et couchée, les soies ventrales à peine plus longues que les dorsales, sauf à l'apex. Une large bande dénudée ventrale. Microchètes tibiaux disposés en rangées régulières toutes semblables, sauf sur la moitié basale ou plus de la face interne. Tibia III progressivement élargi de la base vers l'apex. Tibia I sans macrochètes, ou bien une soie postérieure à peine saillante du reste peut être considérée comme en étant un. Tibias II et III avec une rangée de macrochètes postérieurs sur le tiers apical. Éperons 1 : 2 : 2,

Source : MNHN, Paris

l'antérieur petit, les moyens plus longs et subégaux, les postérieurs avec l'interne long et l'externe réduit, ne dépassant pas la largeur apicale du tibia. Peignes : tibia I avec un petit peigne peu coloré mais distinct, II avec un peigne externe formé de quelques macrochètes espacés et un véritable peigne interne, III avec des peignes interne et externe complets ainsi qu'un petit peigne entre les éperons. Protarses à microchètes disposés en rangées régulières, les II et III avec une rangée postérieure et une rangée interne de macrochètes, également régulières. Protarse I double de la longueur du tibia, II égal au tibia, III un peu plus court. Griffes longues, épaisses et serrulées.

Ailes (fig. 515 ; ornementation : fig. 516) étroites et allongées, presque aussi longues que l'abdomen, lobes cubital et anal réduits. Coloration sombre à taches claires. Chez l'espèce-type, pas de macrochètes dressés dans le champ anal, mais chez « *Platyroptilon dureti* tipo b » de DURET (1979), ces macrochètes présents ainsi que, près de la marge, entre l'analе de Cu1b, Cu1b et M4. Costale prolongée jusqu'à l'apex de l'aile, dépassant largement l'embouchure de R5. Sous-costale se terminant un peu avant le niveau de l'apex de la cellule basale (espèce-type) ou à son niveau (*Duretina* « tipo b ») ; sc2 absente. R1 longue, subrectiligne. R4 longue, peu oblique, éloignée de l'apex de R1 par plus de sa propre longueur chez l'espèce-type, au contraire très proche de R1 chez *Duretina* « tipo b ». R4+5 et R5 alignées, R5 bien plus courte que R4+5. Cellule basale grande, non divisée en deux par une trace de la médiane. Fusion radiomédiane plus longue que le pétiole de la fourche médiane chez l'espèce-type, aussi longue chez « tipo b ». Cu1b fortement courbée à l'apex, Cu2 fine et longue. Anale atteignant presque la marge alaire, ax bien développée.

Ciliation, face dorsale ; C, R1, R4+5, R5 ; face ventrale ; toutes les nervures nues sauf la costale.

Abdomen allongé, cylindrique, sept segments prégénitaux visibles, pas de sclérite intercalaire. Segment VIII entièrement dissimulé sous le VII, le tergite court, le sternite un peu plus long que le tergite.

Genitalia mâles (fig. 517-518). — Tergite IX grand, plus étroit à l'apex qu'à la base, ne recouvrant pas complètement la face dorsale des gonocoxopodites. Segment X formé de deux cerques dorsaux courts et bien sclérifiés et d'un hypoprocte ventral également bien sclérifié.

Gonocoxopodites entièrement fusionnés ventralement, formant un seul grand synsclérite subquadrangulaire, légèrement échancré et lobulé sur la ligne médiane ; entièrement ouvert dorsalement, ne formant pas de tube ou de pont sclérifié autour de la base des gonostyles. Ventralement, une zone triangulaire basale bien délimitée par des sillons internes représente sans doute le sternite IX. Gonostyles grands, à insertion latéroventrale, profondément divisés en deux lobes, l'un ventral et interne, l'autre externe et latéral. Lobe ventral large, muni de courtes épines apicales ; lobe externe mince, terminé en pointe, dépourvu de longue soie apicale. Phallosome court, non prolongé dans les segments abdominaux prégénitaux, largement membraneux, mais une paire de paramères dorsaux longs et fins, bien sclérifiés, libres sur presque toute leur longueur, sauf à la base, où ils s'étendent en deux bras verticaux ; pas de paramères ventraux. Apodème éjaculateur court.

Genitalia femelles (d'après DURET, 1979, fig. 9 et 12) semblables à ceux des *Platyroptilon*.

Larve et biologie inconnues.

Répartition. — Région néotropicale à l'exclusion de la sous-région chilienne.

Matériel examiné. — *Duretina dureti* (Lane) et un exemplaire dépourvu de genitalia, provenant de Colombie, dont l'aile correspond à celle du « tipo b » de DURET, mais sans macrotriches sur la membrane (Institut Royal des Sciences Naturelles, Bruxelles).

Source : MNHN, Paris

GENRE EUCEROPLATUS EDWARDS, emend.

Ceroplatus (*Euceroplatus*) Edwards, 1929c : 175. Espèce-type : *Ceroplatus notaticoxa* Senior-White, 1922, par désignation originale.
Euceroplatus : MATILE, 1970c : 779.

Ce taxon a été créé par EDWARDS comme sous-genre de *Keroplatus*, qui avait pour lui à cette époque une très large acception, puisqu'il comprenait tous les Keroplatinae à palpes réduits sauf *Platyroptilon* Westwood. EDWARDS classait dans ses *Euceroplatus* l'espèce-type, *E. notaticoxa*, de Sri Lanka, ainsi qu'*E. bellulus* Williston, du Mexique, tout en faisant remarquer que le prosternum était nu chez la première, cilié chez la seconde. En 1931, il nomme une troisième espèce proche selon lui d'*E. notaticoxa* : *innotatus*, de Sumatra (EDWARDS, 1931c).

FISHER (1938) décrit sous le nom de *Ceroplatus fenestralis* une espèce nord-américaine qu'elle range dans le sous-genre *Euceroplatus*. Elle ramène ce taxon au rang de sous-espèce de *Keroplatus fasciatus* Garrett dans une publication de 1941. Pour FISHER, dans ce travail, les *Euceroplatus* américains sont les suivants : *fasciolus* Coquillett, *fasciatus fasciatus* Garrett, *Fasciatus fenestralis* Fisher et *bellulus* Williston. LAFFOON (1965) accepte ce classement mais considère *fenestralis* comme une espèce valide. Sauf *bellulus*, ces espèces américaines ont été rangées récemment dans le genre nouveau *Rocetelion* (MATILE, 1988b). LANE (1948) fait connaître une espèce brésilienne inédite qu'il baptise *Ceroplatus* (*Euceroplatus*) *singularis* sans donner de raison pour le choix de ce nom.

Ayant obtenu pour la première fois des imagos *ex larvae*, du Cameroun, j'ai élevé *Euceroplatus* au niveau générique en me basant pour ce faire sur des caractères morphologiques et éthologiques (construction de la toile) (MATILE, 1970c). Je plaçais dans ce genre les trois espèces afrotropicales rangées dans les *Cerotelion* par TOLLET (1955) : *alberti, congoensis* et *flavifemoratus*. J'ai décrit ensuite deux espèces de Fernando Poo (MATILE, 1973b) et une de République Centrafricaine (MATILE, 1974a), respectivement *E. brevistylus, plokiophilus* et *incolumis*. Enfin *Keroplatus rufus* de Meijere, de Java, est attribué à *Euceroplatus* par COLLESS & LIEPA (1973) ; il s'agit en fait d'un vrai *Keroplatus*.

J'ai pu examiner la plupart des espèces rangées dans ce taxon, ainsi qu'un certain nombre pouvant y être classées selon les clés existantes, et encore inédites. Les caractères morphologiques, en particulier génitaux, montrent que le genre *Euceroplatus* tel qu'il est actuellement conçu renferme divers groupes d'espèces qui ne semblent pas étroitement apparentés. *E. notaticoxa* et quelques autres sont de gros insectes aux ailes le plus souvent vivement colorées, dont les genitalia mâles sont de type relativement primitif ; chez elles seulement, le prosternum est dénudé, le protarse 1 allongé, au moins double de la longueur de tibia, rarement un peu moins long, et les microchètes tibiaux montrent plusieurs rangées plus serrées, formant des lignes continues. Les espèces alliées à *E. bellulus*, y compris *E. innotatus*, sont nettement plus petites ; les ailes sont le plus souvent non tachées, les protarses III sont distinctement épaissis. Les genitalia mâles sont du type *Platyroptilon*, comme l'a déjà fait remarquer DURET (1974). Enfin, les espèces afrotropicales, de taille moyenne, aux ailes fortement enfumées mais sans taches bien délimitées, ont des genitalia mâles d'un type si particulier qu'on ne peut pour le moment les rapprocher d'aucun autre genre de *Keroplatini*. J'ai proposé récemment (MATILE, 1988a) d'établir pour elles le genre *Tergostylus*, en leur ajoutant une nouvelle espèce de Côte d'Ivoire, *Tergostylus couturieri*.

Je suis amené à restreindre encore ici le genre *Euceroplatus* aux seules espèces à prosternum dénudé, protarse I très allongé et microchètes tibiaux différenciés, en proposant le genre *Setostylus* pour les espèces du groupe *bellulus*.

♂♀. — *Tête* (fig. 519-520) arrondie, aplatie d'avant en arrière, plus large que haute. Yeux grands, occupant les deux tiers de la face latérale de la tête, non ou peu encochés au niveau de la base des antennes ; pilosité serrée. Occiput légèrement saillant au-dessus du bord dorsal des yeux, couvert de courtes soies couchées, les postoculaires dressées et plus longues. Trois ocelles, les latéraux très grands, le médian petit, tous trois situés sur un calus commun traversé

Source : MNHN, Paris

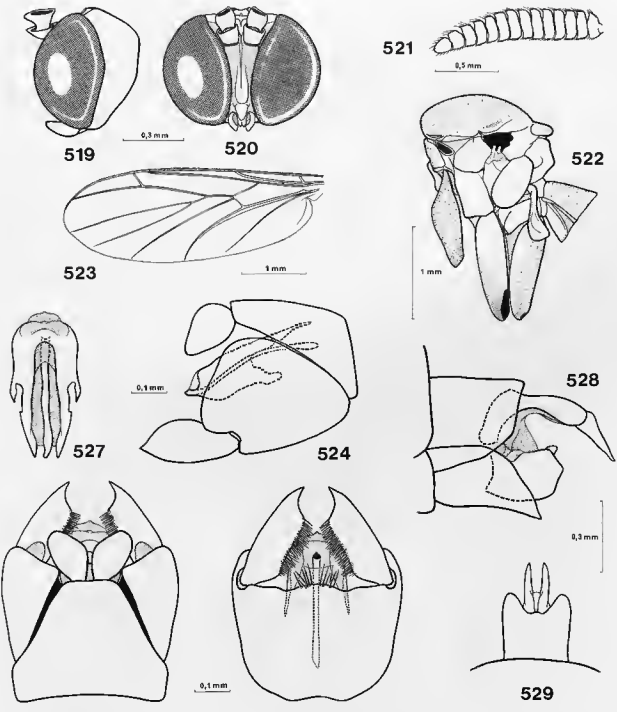


FIG. 519-529. — *Euceroplatus notaticoxa* (Sen.-Wh.) et *paucimaculatus* n. sp. : 519, *E. notaticoxa*, tête, vue latérale ; 520, d°, vue frontale ; 521, flagelle antennaire, vue latérale ; 522, thorax, hanches et segment abdominal 1, d° ; 523, aile, face dorsale ; 524, hypopyge mâle, vue latérale ; 525, d°, vue dorsale ; 526, d°, vue ventrale ; 527, phallosome, vue dorsale ; 528, *E. paucimaculatus*, terminalia femelles, vue latérale ; 529, d°, vue dorsale.

Source : MNHN, Paris

par un sillon profond se prolongeant un peu en arrière du calus ; ocelle médian absent chez *E. bistylus* n. sp., des Philippines, *E. officiosus* n. sp., d'Australie, *E. rivalis* n. sp., des Iles Salomon, et *E. gressitti* n. sp., de Nouvelle-Guinée. Ocelles externes éloignés de la marge oculaire par le double de leur propre diamètre, par leur propre diamètre seulement chez une espèce malaise, *E. paucimaculatus* n. sp. ; au contraire, chez *E. bistylus, officiosus, rivalis* et *gressitti*, ocelles latéraux bien plus petits que chez les autres espèces et éloignés de plus du double de leur diamètre. Front large et plat ; un sillon frontal distinct sur toute la longueur (*E. hutsoni* n. sp., Malaisie, *E. cantrelli* n. sp., Australie), seulement à l'apex (*E. notaticoxa, paucimaculatus*) ou absent (*E. fascipennis* n. sp., Malaisie, *E. rivalis, gressitti, officiosus, bistylus*). Un tubercule frontal mince et dénudé. Antennes à scape cylindrique, pédicelle en entonnoir sans bec antérieur plus long. Flagelle (fig. 521) élargi et aplati, formé de 14 articles à pédoncule très court. Dernier flagellomère non apiculé. Des macrochètes dorsaux et ventraux, les dorsaux plus longs et plus nombreux. Face étroite, peu sclérifiée, dénudée, sauf chez *E. gressitti*, où elle est saillante et ciliée. Clypéus saillant, bien sclérifié, portant de courtes soies sauf chez *E. hutsoni* et *fascipennis*, où il est dénudé. Labre réduit à un petit lobe peu distinct. Trompe très réduite, l'ensemble trompe-palpes ne dépassant pas le bord inférieur des yeux. Hypopharynx non sclérifié, ses limites indistinctes, mais portant quelques soies sensorielles visibles par transparence à travers le labre (examiné chez l'espèce-type et *E. cantrelli* seulement). Labelles très courtes, peu sclérifiés, portant des macrochètes ventraux et apicaux. Palpes réduits à un palpifère très petit et peu sclérifié et à un palpomère lamelliforme, dressé en avant, la face externe portant de très nombreuses cryptes sensorielles, la face interne membraneuse (*E. notaticoxa, cantrelli*). Chez les seules femelles connues (*E. paucimaculatus* et *fascipennis*), les palpes sont bien développés, épais, aussi longs que l'ensemble scape + pédicelle antennaire.

Thorax (fig. 522) peu arqué. Prothorax petit, le postpronotum rétréci au milieu. Antépronotum avec quelques soies courtes. Prosternum peu saillant, dénudé, exceptionnellement avec quelques cils (holotype d'*E. gressitti*, du côté gauche seulement). Angle postéroventral du proépimère situé au-dessous de la suture anapleurale. Scutum à pilosité serrée, couchée, uniformément répartie, les soies latérales plus longues, surtout les préalaires. Scutellum semi-circulaire. Chez l'espèce-type, toute la face dorsale portant de fortes soies couchées, ces soies présentes, mais plus fines, chez *E. paucimaculatus* ; disque scutellaire dénudé chez les autres espèces. De nombreuses soies scutellaires marginales dressées. Médiotergite peu élevé, anguleux à l'apex, ne dépassant pas en arrière l'apex du scutellum, dénudé. Aire membraneuse sous-scutellaire réduite à une étroite bande transverse. Pas de soies scabellaires. Pleures dénudées, sauf le proépisterne qui porte des soies courtes ; parfois de 1 à 3 soies anépisternales, ciliformes (*E. rivalis, gressitti, bistylus*). Anépisterne pratiquement plat, pas de fissure anépisternale. Suture médiopleurale fortement anguleuse, fosse médiopleurale bien distincte. Mésépimère fortement réduit dans son tiers ventral, métépisterne bien plus large que haut, dénudé, latérotergite à grand axe fortement oblique.

Pattes. — Hanches I plus courtes que les deux autres, qui sont subégales entre elles (fig. 522). Hanches I ciliées aux faces antérieure et externe, II à la face antérieure sauf à la base, III sur la partie postérieure de la face externe. Pas de soies postérieures II-III. Fémurs normaux, à pilosité couchée, de larges bandes dénudées subventrales. Tibias légèrement et régulièrement épaissis de la base vers l'apex, les microchètes disposés en rangées régulières dont certaines, au moins sur les II-III, forment des lignes continues noires, plus serrées. Éperons 1 : 2 ; 2, les externes II-III atteignant au plus la moitié de la longueur des internes, ces derniers près de trois fois plus longs que la largeur apicale des tibias, sauf chez *E. paucimaculatus*, où ils ne dépassent pas le double et où l'externe II est très réduit ; chez *E. officiosus, rivalis, bistylus* et *gressitti*, éperon externe II aussi très réduit, spiniforme, et l'interne pas plus long que la largeur apicale du tibia ; éperons externes et interne III respectivement inférieurs et subégaux au double de la largeur tibiale. Tibia I avec un peigne antérieur serré, distinct. Tibia II avec un petit peigne entre les éperons et un peigne postérieur bien développé. Tibia III avec en outre un peigne antérieur. Tibia I sans macrochètes, II avec des antérieurs et des postérieurs, III avec des antéro-externes, des antéro-internes et des postérieurs. Seulement des macrochètes postérieurs II-III

Source : MNHN, Paris

chez *E. hutsoni, fascipennis* et *paucimaculatus* ; chez *E. officiosus, rivalis* et *gressitti* des antérieurs et des postérieurs III et des postérieurs II (quelques antérieurs basaux chez *E. gressitti*), tandis qu'*E. bistylus* n'a que des postérieurs II, et des antérieurs et postérieurs III. Protarse I très allongé, environ double de la longueur du tibia, atteignant 2,5 fois cette longueur chez *E. officiosus* et le triple chez *E. rivalis* et *gressitti*, un peu plus du triple chez *E. paucimaculatus* ; par contre, chez *E. hutsoni*, protarse un peu plus court que le double du tibia. Protarses II et III plus courts que les tibias correspondants, sauf chez *E. paucimaculatus, bistylus, officiosus, rivalis* et *gressitti*, où les protarses II sont plus longs que leur tibia. Des macrochètes ventraux espacés, disposés en rangées régulières, sur les protarses. Griffes fortes, épaisses et non serrulées chez les mâles, plus fines et plus petites chez les femelles connues.

Ailes (fig. 523, 537-541) courtes et étroites, le lobe anal réduit, sauf chez *E. hutsoni* et *fascipennis*, le plus souvent vivement maculées de brun, plus discrètement chez *E. paucimaculatus*, non tachées chez *E. bistylus, rivalis* et *gressitti* ; longueur subégale à celle de l'abdomen. Membrane alaire avec de nombreux et forts macrochètes dans l'angle anal chez l'espèce-type, les macrochètes fins et beaucoup plus rares chez les autres espèces, absents chez *E. cantrelli*. Costale se terminant au niveau de l'apex de l'aile et dépassant largement l'apex de R5. Sc longue mais n'atteignant pas le milieu du bord antérieur de l'aile, se terminant au niveau de la base de la fusion radiomédiane ou peu après. Sc2 plus ou moins effacée, proche de h. R1 longue et rectiligne. R4 longue, oblique, se terminant sur la costale plus près de l'apex de R1 que sa propre longueur, un peu plus loin chez *E. paucimaculatus* et *cantrelli*. R4+5 et R5 formant une courbe continue. Cellule basale non divisée en deux par la base de la médiane. Fusion radiomédiane double de la longueur du pétiole de la fourche médiane chez l'espèce-type et *E. cantrelli*, un peu plus longue que le pétiole chez *E. fascipennis, bistylus, officiosus* et *rivalis*, égale à cette longueur chez *E. hutsoni, gressitti* et *paucimaculatus*. M2 et M4 interrompues un peu avant le bord de l'aile. Cu1b régulièrement courbée à l'apex chez *E. notaticoxa, cantrelli, hutsoni* et *fascipennis*, courbée en S chez les autres espèces ; interrompue un peu avant la marge, plus largement chez *E. rivalis*. Anale prolongée presque jusqu'à la marge chez *E. notaticoxa, hutsoni, cantrelli* et

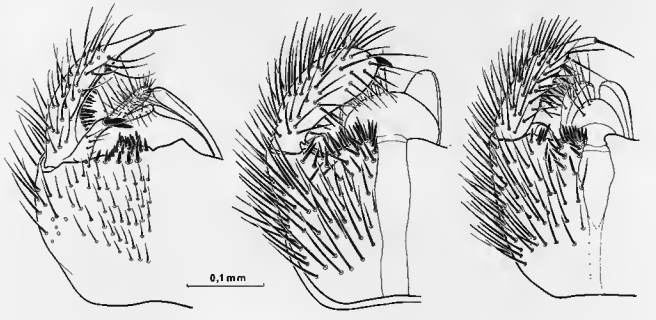


FIG. 530-532. — Hypopyge mâle des *Euceroplatus* orientaux, vue ventrale (holotypes) : 530, *E. bistylus* n. sp. ; 531, *E. hutsoni* n. sp. ; 532, *E. fascipennis* n. sp.

Source : MNHN, Paris

fascipennis, interrompue bien avant celle-ci chez les autres espèces, surtout *E. gressitti* et *officiosus*.

Ciliation, face dorsale : C, R1, R4+5, R5. Face ventrale : toutes les nervures nues sauf C.

Abdomen mâle cylindrique, sept segments apparents, seule la marge postérieure du VIII visible avant les genitalia. Abdomen femelle aplati, sept segments prégénitaux apparents. Pas de sclérite intermédiaire entre les sternites I-II.

Genitalia mâles (fig. 524-527, 530-536). — Tergite IX bien développé, trapézoïdal, ovoïde ou triangulaire à angles arrondis, parfois fortement rétréci dans sa moitié apicale (*E. cantrelli*), pourvu de nombreuses soies courtes. Sternite IX absent ou fusionné. Cerques bien développés, ciliés à la face externe, atteignant au moins la moitié de la longueur des gonostyles. Hypoprocte petit et bien plus court que les cerques, entièrement membraneux, chez l'espèce-type ; plus grand, sclérifié à l'apex, chez les autres espèces, où il porte des soies apicales.

Gonocoxopodites presque entièrement fusionnés ventralement chez *E. notaticoxa, bistylus, officiosus, gressitti* et *rivalis*, presque entièrement séparés par une étroite zone membraneuse ventrale sagittale chez *E. hutsoni* et *fascipennis*, cette zone n'intéressant que la moitié apicale chez *E. cantrelli*. Quelques soies apicales plus fortes, spiniformes, de part et d'autre de la ligne médiane. Marge gonocoxale rebordée dorsalement, visible de part et d'autre du tergite IX. Pas de pont sclérifié reliant les deux faces autour de la base des gonostyles chez *E. notaticoxa* et *cantrelli*, un pont très mince chez les autres espèces. Gonostyles simples, à insertion latéroventrale ou ventrale ; marge interne portant le plus souvent des soies modifiées, plus épaisses, parfois plus serrées (espèce-type). Apex gonostylaire formant une courte dent peu distincte (*E. notaticoxa*, fig. 525 ; *cantrelli*, fig. 534) ou fortement sclérifiée (*E. hutsoni*, fig. 538) ou encore muni d'un processus terminal allongé, terminé par une longue soie (toutes les autres espèces). Seulement chez *E. bistylus*, gonostyle muni d'un lobe basal terminé par deux fortes épines (fig. 530). Phallosome bien sclérifié chez *E. notaticoxa* (fig. 524, 526) et *E. cantrelli*, en grande partie membraneux chez les autres espèces. Paramères dorsaux reliés à l'apex par un pont plus ou moins étroit.

Genitalia femelles (fig. 528-529) étudiés chez *E. paucimaculatus*, la femelle de l'espèce-type m'étant inconnue. Tergite VIII membraneux, invaginé. Sternite VIII divisé en deux jusqu'à la base mais dépassant largement le sternite VII, marge apicale presque entièrement ciliée. Tergite et sternite IX non sclérifiés, totalement internes. Tergite X bien développé, cilié, largement échancré pour l'insertion des cerques. Sternite X réduit mais sétifère. Cerques allongés, uniarticulés.

Larve et biologie inconnues.

Répartition. — Régions australasienne et orientale (fig. 1244-1245).

Matériel examiné. — L'espèce-type, *E. notaticoxa*, de Sri Lanka, et les huit espèces inédites décrites ci-dessous de Malaisie (3), des Philippines (I), des Iles Salomon (I), de Nouvelle-Guinée (1) et d'Australie (2).

Clé des espèces

1. — Hanches II marquées de deux fortes taches brunes. Fusion radiomédiane double du pétiole de la fourche médiane ; aile uniformément brunie à l'apex, et une forte tache médiane (fig. 537, 541)..... 2
   — Hanches II au plus légèrement brunies à la base. Fusion radiomédiane inférieure au double du pétiole de la fourche médiane ; aile uniformément jaune, faiblement brunie à l'apex mais sans tache médiane (fig. 540), ou l'apex fortement bruni renfermant une tache transversale claire (fig. 538-539) 3
2. — Bandes abdominales jaunes deux fois plus larges que les bandes brunes. Hypopyge mâle : fig. 524-526. Sri Lanka .... ***notaticoxa*** (Sen.-Wh.)

Source : MNHN, Paris

— Bandes abdominales jaunes et brunes subégales. Hypopyge mâle : fig. 534. Australie (Queensland) ..... ***cantrelli*** n. sp.

3. — Coloration alaire vive, en bandes alternées : lobe anal normal (fig. 538-539) **4**

— Aile uniformément jaune ou faiblement enfumée à l'apex ; lobe anal réduit **5**

4. — Aile : bande apicale claire dépassant M4 ; bande médiane brune s'étendant de R1 à la marge postérieure (fig. 539). Hanches uniformément jaune-roux. Hypopyge mâle : fig. 532. Malaisie .. .. ***fascipennis*** n. sp.

— Aile : bande apicale claire n'atteignant pas M4 ; bande médiane sombre largement interrompue sur le disque (fig. 538). Hanches II brunies à la base, III à la face externe. Hypopyge mâle : fig. 531. Malaisie ..... ***hutsoni*** n. sp.

5. — Deux ocelles. Balanciers à capitule brun. Éperon externe très fortement réduit **6**

— Trois ocelles. Balanciers jaune-roux. Éperon externe réduit, mais proche de la moitié de la largeur apicale du tibia. Mâle inconnu ; ovipositeur : fig. 528-529. Malaisie ..... ***paucimaculatus*** n. sp.

6. — Abdomen unicolore, au plus les incisures plus claires **7**

— Tergites abdominaux II-V jaunes à bandes brunes. Hypopyge mâle : fig. 530. Philippines ..... ***bistylus*** n. sp.

7. — Aile uniformément jaune ; fusion radiomédiane atteignant 1,5 fois la longueur du pétiole de la fourche médiane. Hypopyge mâle : fig. 536. Iles Salomon ..... ***rivalis*** n. sp.

— Aile enfumée le long de la marge antérieure et à l'apex ; fusion radiomédiane moins de 1,7 fois la longueur du pétiole de la fourche médiane **8**

8. — Scutum roux, avec deux lignes brunes disposées en V. Fusion radiomédiane aussi longue que le pétiole de la fourche médiane. Protarse I atteignant trois fois la longueur du tibia. Hypopyge mâle : fig. 533. Papouasie-Nouvelle-Guinée ..... ***gressitti*** n. sp.

— Scutum brun clair, portant trois bandes longitudinales rousses peu marquées. Protarse I ne dépassant pas 2,5 fois la, longueur du tibia. Fusion radiomédiane un peu plus longue que le pétiole de la fourche médiane. Hypopyge mâle : fig. 535. Australie (Queensland) .... ***officiosus*** n. sp.

Euceroplatus hutsoni n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 4,4 mm. Couleur de fond jaune-roux. Tête : calus ocellaire noir. Antennes jaune-brunâtre, le flagelle plus sombre que le scape et le pédicelle. Face jaune-grisâtre, palpes jaune-roux.

Thorax : scutum jaune-roux, une bande sagittale plus claire visible en éclairage latéral. Scutellum jaune-grisâtre, nu sur le disque. Médiotergite et pleures jaune-roux. Pattes : hanches jaunes, les II légèrement brunies à la base, les III brunies à la face externe. Fémurs II-III étroitement brunis à la base, III également brunis à l'apex, de même que les tibias II-III. Éperons brunâtres. Protarse I atteignant un peu moins du double de la longueur du tibia (3,5 : 2). Tibias II-III avec seulement des macrochètes postérieurs. Ailes jaunes marquées de brun comme sur la figure 538. Balanciers : pédicelle jaune, capitule jaune-roux.

Source : MNHN, Paris

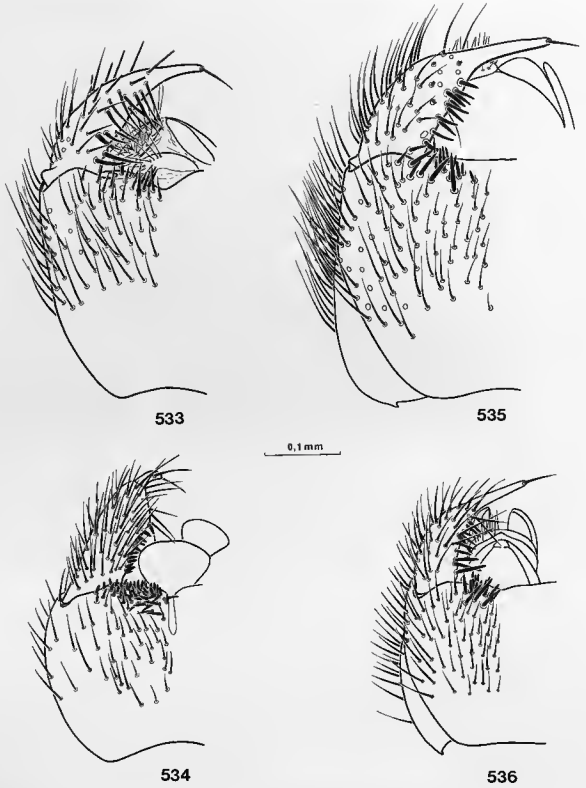


FIG. 533-536. — Hypopyge mâle des *Euceroplatus* australasiens, vue ventrale (holotypes) : 533, *E. gressitti* n. sp. ; 534, *E. cantrelli* n. sp. ; 535, *E. officiosus* n. sp. ; 536, *E. rivalis* n. sp.

Source : MNHN, Paris

Abdomen : tergite et sternite I roux. Tergite II brun-roux, sauf de chaque côté une tache triangulaire jaune à base antérieure, non visible dorsalement ; III semblable, mais les taches latérales jaunes plus étendues. Tergites IV-VII jaune-roux à bande apicale brune dorsalement, jaunes latéralement sauf à l'apex, brun. Sternites II-VII jaunes à bande apicale brune. Segment VIII et hypopyge bruns.

Genitalia (fig. 531). — Tergite IX triangulaire à angles arrondis. Gonocoxopodites presque entièrement séparés ventralement par une zone sagittale membraneuse. À l'apex, de part et d'autre de cette zone, de courtes épines noires. Gonostyles avec une dent sclérifiée noire, apicale, pas de soies internes différenciées.

Holotype mâle : Péninsule malaise, Pahang (F.M.S.), Frasers Hill, 4000′, 31-05-1932 (*H.M. Pendlebury*), au British Museum (Nat. Hist.), Londres. L'espèce est amicalement dédiée à mon Collègue du British Museum, A. M. Hutson, en remerciement de sa longue serviabilité dans la communication des Keroplatidae de cette Institution.

Euceroplatus fascipennis n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 4 mm. Couleur de fond jaune-roux. Tête : calus ocellaire noir, front brun. Scape de l'antenne brunâtre, le reste brisé. Face et palpes jaune-roux.

Thorax : scutum jaune-roux, sans bandes, les calus huméraux jaunes. Scutellum jaune-roux, dénudé sur le disque. Médiotergite et pleures jaune-roux. Hanches et pattes jaune-roux, les fémurs II-III légèrement brunis à la base, le III également à l'apex. Éperons noirs. Tibias II-III avec seulement des macrochètes postérieurs. Protarse I double de la longueur du tibia. Ailes jaunes tachées de brun comme sur la figure 539, la moitié apicale brune marquée de deux bandes transversales incomplètes, jaunes. Balanciers jaune-roux.

Abdomen jaune-roux, les tergites et les sternites II-VII marqués d'une bande apicale brune. Genitalia (fig. 532) jaune-brunâtre. Tergite IX pentagonal à angles arrondis. Gonocoxopodites avec une zone membraneuse sagittale ventrale et un groupe apical d'épines noires de part et d'autres. Gonostyles à soies internes plus épaisses, l'apex prolongé en un court processus sétifère.

Allotype femelle semblable à l'holotype, flagelle antennaire brun-noir. Front roux, fémurs II non brunis à la base, III non brunis à l'apex. Abdomen jaune-roux uniforme, les tergites V-VII un peu plus sombres. Ovipositeur jaune-brunâtre.

Holotype mâle : Péninsule malaise, Pahang, Fraser's Hill, 4200′, 27-01-1931 (*H.M. Pendlebury*). Allotype femelle : mêmes localité, altitude et récolteur, 17-01-1931. Holotype et allotype au Bristish Museum (Nat. Hist.), Londres.

Euceroplatus paucimaculatus n. sp.

Holotype femelle. — Longueur de l'aile : 4,5 mm. Teinte générale jaune-roux. Tête : calus ocellaire brun. Antennes : scape et pédicelle jaune-roux, flagelle brunâtre, face et palpes jaune-roux.

Thorax : scutum jaune-roux ; deux larges bandes très peu plus sombres, en V, se rejoignant en arrière, et deux bandes latérales concolores. Scutellum jaune-roux assombri, cilié sur le disque. Médiotergite jaune-roux, pleures jaunes. Hanches et pattes jaune-roux, sauf la base des hanches, un peu plus pâle. Éperons noirs. Éperon externe II très petit, inférieur à la moitié de la largeur apicale du tibia. Tibias II-III avec seulement des macrochètes postérieurs. Protarse III dépassant le triple de la longueur du tibia (9,5 : 3). Ailes jaunâtres, enfumées à l'apex et le long de la marge postérieure (fig. 540). Balanciers jaune-roux.

Abdomen jaune-roux, le tergite I un peu plus sombre. Ovipositeur brun (fig. 528-529).

Holotype mâle : Péninsule malaise, Selangor, Bukit Kutu, 2500′, 19-04-1926 (*H.M. Pendlebury*), au British Museum (Nat. Hist.), Londres.

Euceroplatus bistylus n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 4,8 mm. Tête : occiput et front bruns, calus ocellaire noir ; deux ocelles éloignés de la marge oculaire par plus de deux fois leur propre diamètre. Antennes : scape et pédicelle jaune-roux, le scape légèrement bruni à la base de la face externe ; flagelle : extrême base du premier flagellomère jaune-roux, le reste brun-noir (flagelle brisé après le huitième article). Face jaune, une paire

Source : MNHN, Paris

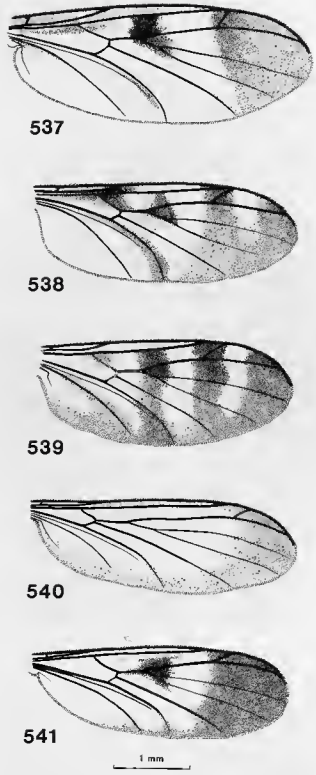


FIG. 537-541. — Ornementation alaire des *Euceroplatus* : 537, *E. notaticoxa* (Sen.-Wh.) ; 538, *E. hutsoni* n. sp. (holotype) ; 539, *E. fascipennis* n. sp. (♂) ; 540, *E. paucimaculatus* n. sp. (♂) ; 541, *E. cantrelli* n. sp. (♂).

de soies faciales. Clypéus dénudé, bruni au milieu ; palpes roux.

Thorax : scutum brun-roux, calus huméraux jaunes. Scutellum jaune-brunâtre, dépourvu de soies discales. Médiotergite roux sombre. Pleures brun-roux, mésépimère et anépisterne plus clairs ; anépisterne avec trois petites soies dorsales. Pattes : hanches I et II jaunes, III jaune-roux comme le reste des pattes ; éperons brun-noir. Un seul fémur subsiste des pattes I. Éperon externe II minuscule, l'interne pas plus long que la largeur apicale du tibia. Éperons externe et interne III de même longueur, un peu plus longs que la largeur apicale du tibia. Tibia II avec seulement des macrochétes postérieurs, III avec des antérieurs et des postérieurs. Protarse II plus long que le tibia (4 : 3). Ailes jaunes, indistinctement assombries à l'apex. Fusion radiomédiane inférieure au double du pétiole de la fourche médiane (2 : 1,3). Cu1b sinueuse à l'apex. Anale interrompue largement avant la marge de l'aile. Balancier à pédicelle jaune, capitule brun.

Abdomen : tergite I brun, sternite jaune. Tergites II-V jaunes à large bande apicale brune, les sternites correspondants jaunes à bande apicale brune étroite. Segments suivants et hypopyge bruns. Genitalia mâles (fig. 530) : tergite IX triangulaire arrondi. Gonocoxopodites entièrement fusionnés ventralement, un groupe de courtes soies spiniformes de part et d'autre de la ligne médiane. Gonostyles formés d'un grand lobe externe et d'un petit lobe interne. Lobe externe progressivement rétréci, se terminant par un processus muni d'une soie courte ; des soies épaissies au bord interne et dorsal. Lobe interne petit, étroit, muni de deux fortes dents apicales (une supplémentaire, médiane, à gauche).

Holotype mâle : Philippines, Luzon, Benguet, Pani, 30.04. [sans année] (*F. Rivera*). Holotype à l'U.S. National Museum, Washington.

Euceroplatus rivalis n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3,6 mm. Tête : occiput brun-noir, plus clair en arrière ; calus ocellaire noir. Pas d'ocelle médian. Antennes : scape et pédicelle roux, flagelle (brisé après le 6e flagellomère) brun. Front brun-noir, face et palpes roux.

Thorax : scutum brun-roux, portant deux minces bandes longitudinales plus sombres, peu

Source : MNHN, Paris

distinctes, réunies en Y avant le scutellum, celui-ci brun, dépourvu de soies discales. Médiotergite et pleures roux, latérotergite brun, ainsi que l'anépisterne, dorsalement (à ce niveau, une petite soie dressée). Hanches et pattes jaune-roux, éperons brun-noir. Tibia II avec l'éperon interne pas plus long que la largeur apicale du tibia, l'externe minuscule. Éperons interne et externe III de même longueur, un peu plus longs que la largeur apicale du tibia. Tibia II avec seulement des macrochètes postérieurs, III avec des antérieurs et des postérieurs. Protarse I triple de la longueur du tibia, II 1,2 fois cette longueur. Ailes jaunes, sans taches. Cu1b sinueuse à l'apex, anale interrompue bien avant la marge. Balanciers à capitule brun, pédicelle roux.

Abdomen : tergites brun-roux, sternites jaune sombre ; incisures légèrement plus claires. Hypopyge (fig. 536) brun-roux. Tergite IX triangulaire à angles arrondis. Gonocoxopodites entièrement réunis ventralement, légèrement encochés à l'apex sur la ligne médiane, un groupe de fortes soies spiniformes de part et d'autre de cette échancrure. Gonostyles à soies spiniformes internes et ventrales, l'apex prolongé en un processus assez long muni d'une soie apicale.

Variations. — Paratype mâle semblable à l'holotype, mais le scutum uniformément d'un brun sombre.

Holotype et paratype mâles : Iles Salomon, San Jorge, forêt à *Casuarina*, « nr stream, vac. collector, low herbage and litter », 26.09.1965, *Roy Soc. Exped.*, BM 1966-1. Holotype au British Museum (Nat. Hist.), Londres ; paratype au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Euceroplatus gressitti n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 4,1 mm. Tête : occiput brun-jaunâtre, calus ocellaire noir, cordiforme, bien délimité. Seulement deux ocelles, écartés de la marge oculaire par le triple de leur propre diamètre. Front jaune-roux, bruni latéralement. Antennes : scape et pédicelle jaune ; flagelle brun sauf la base du premier flagellomère. Face jaune, saillante et ciliée, de même que le clypéus. Trompe très courte, dernier palpomère jaune, allongé, aussi long que la moitié de l'ensemble face + clypéus.

Thorax : prothorax jaune, quelques cils sur la moitié gauche du prosternum. Scutum roux, les calus huméraux bruns, d'où partent deux lignes brunes en V. Marges scutales latérales brunes. Scutellum roux, sans soies discales. Médiotergite et pleures jaune, anépisterne et face externe du latérotergite légèrement brunis. Hanches et pattes jaunes. Protarse I triple de la longueur du tibia, protarse II 1,2 fois plus long que le tibia II. Éperon antérieur pas plus long que la moitié de la largeur apicale du tibia, interne II atteignant les deux tiers, l'externe minuscule ; externe III aussi long que la largeur tibiale, interne un peu plus long. Tibia II avec deux macrochètes antérieurs, III avec une rangée d'antérieurs sur le tiers basal. Ailes jaunes, légèrement et indistinctement enfumées le long de la marge antérieure et à l'apex. Fusion radiomédiane pas plus longue que le pétiole de la fourche. Cu1b sinueuse à l'apex. Anale largement interrompue avant la marge. Balanciers : pédicelle jaune, capitule brun.

Abdomen à tergites roux et sternites jaunes, le segment VII plus sombre. Hypopyge roux sombre (fig. 533). Tergite IX ovoïde, échancré à la base. Cerques à peu près aussi longs que les gonostyles. Synsclérite déprimé sur la ligne médiane, épines latérales courtes et dispersées. Gonostyles régulièrement amincis de la base vers l'apex, processus apical mince ; de longues soies ventrales.

Variations. — Paratype mâle semblable à l'holotype mais prosternum entièrement dénudé et coloration thoracique brune mieux marquée.

Holotype mâle : Nouvelle-Guinée, NE, Wau, Hospital Ck, 1 230 m, piège de Malaise, 26.06.1965 (*J. Sedlacek*). Paratype mâle : d°, 1 150 m, dans une maison, 29.10.1971 (*id.*). Holotype au Bishop Museum, Hawaii ; paratype au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Cette espèce est dédiée à la mémoire de J. Linsley GRESSITT, fondateur de l'Institut d'Écologie de Wau, tragiquement décédé en 1982.

Euceroplatus cantrelli n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 4 mm. Tête jaune-brunâtre, calus ocellaire noir. Antennes : scape et pédicelle bruns, flagelle brun-jaunâtre. Face brune, palpes jaunes.

Thorax : scutum, scutellum et médiotergite bruns, le scutellum nu sur le disque. Pleures jaunes, tachées de brun sur l'anépisterne, le

Source : MNHN, Paris

latérotergite et la partie dorsale du katépisterne. Pattes : hanches jaunes, II avec deux taches antéro-externes brunes, l'une basale, l'autre apicale ; III avec également deux taches brunes, mais l'une au tiers de la face externe, l'autre à l'apex et antéro-externe. Le reste des pattes jaune, sauf les fémurs II-III, brunis à la base, et les tarses brunis par la ciliation. Des macrochètes antérieurs et postérieurs au tibia II, seulement des postérieurs au III. Éperons brun-noir, allongés. Protarse I dépassant le double de la longueur du tibia (5 : 2). Ailes jaunes, apex bruni, une forte tache brune au niveau du pétiole de la fourche médiane (fig. 541). Balanciers : pédicelle jaune, capitule brun.

Abdomen : tergite I brun, tergites II-VII jaunes sur la moitié basale, bruns sur la moitié apicale. Sternite I jaune, légèrement bruni à l'apex, les suivants jaunes, largement brunis à l'apex. Segment VIII jaune. Genitalia mâles (fig. 534) : tergite IX large à la base, puis fortement rétréci, la moitié apicale étroite et découvrant largement la face dorsale des gonocoxopodites. Ceux-ci faiblement encochés à l'apex par une zone membraneuse ventrale sagittale de part et d'autre de laquelle s'étend une zone portant de nombreuses épines courtes. Gonostyles larges, avec de courtes épines dans la moitié basale du bord interne, un processus apical court pourvu de quelques soies. Phallosome bien sclérifié.

Allotype femelle semblable au mâle, mais face jaune et hanches I tachées de brun à la base et à l'apex. Abdomen : tergites moins nettement jaunis à la base. Ovipositeur jaune-orangé.

Variations. — L'un des paratypes (un spécimen sans abdomen) a les hanches II et III avec seulement des taches apicales ; le reste comme sur l'holotype.

Holotype mâle : Australie, O'Reillys Guest House, via Canungra, S.E. Queensland, 3.02-2.03.1980, piège de Malaise en lisière de forêt. Allotype femelle : 1,5 km SE Kuranda, Queensland, 16-17.05.1980 (*I. D. Naumann & J. C. Cardale*). Un paratype mâle : Mt Glorious, S.E. Qld., rain forest, piége de Malaise, 13-16.02.1961 (*J. L. Gressitt*) ; un paratype sans abdomen : d°, 10-31.01.1982 (*Hiller*). Holotype au Department of Primary Industries, Entomology Branch, Indooroopilly, Queensland ; allotype *in* Australian National Insect Collection, Canberra. Paratype mâle au Bishop Museum, Hawaii ; paratype sans abdomen au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. L'espèce est amicalement dédiée au Dr. Brian CANTRELL, en remerciement des spécimens qu'il m'a confiés pour étude.

Euceroplatus officiosus n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3,9 mm. Tête : Occiput, calus ocellaire et front noirs. Deux ocelles, éloignés de la marge oculaire par deux fois leur propre diamètre. Antennes : scape et pédicelle jaunes, sans bec ventral distinct ; flagelle brun sombre. Face jaune, saillante, ciliée. Trompe et palpes jaunes, dernier palpomère presque aussi long que l'ensemble face + clypéus.

Thorax : prothorax jaune. Scutum brun clair, portant trois bandes longitudinales rousses peu marquées. Scutellum brun clair. Médiotergite jaune. Pleures jaunes, latérotergite assombri. Pas de soies anépisternales. Pattes jaunes, les tarses assombris par la ciliation. Protarse I atteignant 2,5 fois la longueur du tibia, protarse II un peu plus long que le tibia. Éperon externe II réduit à une spinule. Tibia II avec seulement des macrochètes postérieurs, III avec une rangée de postérieurs et quelques antérieurs. Ailes grises, assombries à la marge antérieure et, largement, à l'apex. Fusion radiomédiane un peu plus longue que le pétiole de la fourche médiane (1 : 0,7). Cu1b sinueuse à l'apex, anale interrompue largement avant la marge, à peu près au niveau de l'apex de Sc. Balanciers : pédicelle jaune, capitule brun.

Abdomen uniformément roux. Hypopyge (fig. 535) roux. Tergite IX triangulaire à angles arrondis. Gonocoxopodites entièrement fusionnés ventralement, non encochés à l'apex sur la ligne médiane ; un groupe de fortes spinules de part et d'autre de celle-ci. Gonostyles à soies spiniformes internes, l'apex prolongé en un long processus muni d'une soie apicale.

Holotype mâle : Australie, 15°50S 145°20E, Gap Ck, 5 km ESE Mt Finnigan, Queensland, piége de Malaise, 15.05.1981 (*D.H. Colless*). Australian National Insect Collection, Canberra. Cette espèce est étroitement alliée à *E. gressitti*, de Papouasie-Nouvelle-Guinée, dont elle se distingue par des détails de coloration et de morphologie génitale.

Source : MNHN, Paris

GENRE HETEROPTERNA SKUSE

Heteropterna Skuse, 1888 : 1166. Espèce-type : *Heteropterna macleayi* Skuse, 1888, par monotypie.

SKUSE a décrit le genre *Heteropterna* pour deux exemplaires de l'espèce-type, trouvés dans des grottes australiennes. En 1890, le même auteur fait connaître une deuxième espèce, également australienne, et très proche de la précédente : *H. affinis*. EDWARDS (1925), qui n'a pas vu le genre, l'inclut dans sa clé des Keroplatinae tout en remarquant qu'il devrait sans doute être mis en synonymie avec *Cerotelion* Rond. SKUSE et EDWARDS caractérisent surtout *Heteropterna* par l'épaississement considérable des tibias et des protarses postérieurs.

Dans sa révision de 1929, EDWARDS ayant examiné « *Ceroplatus* » *quadripunctatus* Brunetti, 1912, de Calcutta, et « *Cerotelion* » *major* Curran, 1928, de la Jamaïque, place ces deux espèces dans le genre de SKUSE (EDWARDS, 1929c). Il range *Heteropterna* parmi les sous-genres de *Keroplatus* et en donne dans sa clé les caractères essentiels. Ils portent surtout sur les pattes, mais EDWARDS signale également l'étroitesse de la face. En 1931, il décrit de Sumatra *Keroplatus* (*Heteropterna*) *nigrescens* (EDWARDS, 1931).

OKADA (1938) considère *Cerotelion* comme distinct de *Keroplatus* et place *Heteropterna* comme synonyme de *Cerotelion*, sans doute d'après l'incidente d'EDWARDS, 1925. Il décrit ainsi un *Cerotelion quadripunctatus* forme *septentrionalis*, du Japon. Ce n'est qu'en 1940 qu'EDWARDS rétablit *Heteropterna* au niveau générique, en se basant sur la profonde dépression sous-scutellaire qu'il découvre chez une espèce néotropicale, *H. tetraleuca*, et dont il vérifie la présence chez toutes les autres espèces disponibles (EDWARDS, 1940). Ce statut générique a depuis été notamment adopté par LANE (1948), TOLLET (1955) et moi-même (MATILE, 1970c, 1980b, 1982b, 1988c, 1989b).

Par contre FISHER (1937, 1941), LAFFOON (1965), COLLESS (1966) et COLLESS & LIEPA (1973) conservent à *Heteropterna* le rang sous-générique. FISHER (1941) et COLLESS (1966) s'en expliquent en soulignant qu'une dépression sous-scutellaire existe chez des *Keroplatus* proprement dits et, remarque COLLESS, que toutes les espèces de *Mallochinus* ên possèdent une. Selon FISHER (1941), deux espèces néarctiques de *Keroplatus s. str.* ont une dépression sous-scutellaire ; ce sont *K. clausus* Coq. et *militaris* Joh. La signification de ce caractère et sa répartition seront discutées dans la Partie phylogénétique du présent travail. Disons déjà que tous les *Keroplatus* examinés portent une petite dépression médiotergale mais qu'elle n'est nullement comparable á celle des *Heteropterna*, de grande taille ou profonde. Je considère qu'il n'existe qu'un seul *Heteropterna* néarctique, *H. cressoni* (Fish.). *H. quadripunctata septentrionalis* Okada, que j'ai pu examiner, est une bonne espéce, comme l'a déjà écrit COLLESS (1966).

Le sous-genre *Scrobicula* a été décrit par moi-même en 1970 pour une espéce africaine, *H. balachowskyi*, différant d'*Heteropterna s. str.* par la dépression sous-scutellaire petite et profonde, les protarses III non épaissis et les flagellomères antennaires portant de longs macrochètes dorsaux et ventraux (MATILE, 1970c). J'ai par la suite décrit deux espéces néotropicales appartenant aux *Heteropterna s. str.*, *H. caraibeana* (= *H. abdominalis* Lane, 1960, *non* LANE, 1948) et *H. imperfecta* (= *H. trileuca* Lane, 1960, *pro parte, non* EDWARDS, 1940), et signalé l'existence d'une espèce inédite d'Argentine, qui sera décrite ici sous le nom d'*H. perdistincta*. J'ai également formulé dans la même publication une première hypothèse de phylogénie des *Heteropterna* néotropicaux (MATILE, 1982b).

Les deux sous-genres d'*Heteropterna* sont décrits ci-dessous, ainsi que plusieurs espéces nouvelles d'*Heteropterna s. str.*, celle mentionnée plus haut d'Argentine et deux autres espéces néotropicales, respectivement du Brésil et du Pérou, ainsi que plusieurs des régions orientale et australasienne, qui étendent considérablement la répartition connue de ce sous-genre. Par ailleurs, seule la larve d'*Heteropterna* (*Scrobicula*) *balachowskyi* Mat. était connue jusqu'ici. Une misśion en Nouvelle-Calédonie m'a permis d'obtenir les premiéres larves du sous-genre *Heteropterna s. str.*, celles d'*H. chazeaui* (MATILE, 1988c), de sorte que les deux sous-genres pourront être comparés sur ce plan.

Source : MNHN, Paris

LANE (1948) a donné une clé des *Heteropterna* néotropicaux qui ne reste valable que pour les deux espèces à quatre flagellomères antennaires blancs, *H. major* (Curr.) et *H. tetraleuca* Edw. ; on trouvera plus loin une nouvelle clé des espèces de cette région, à laquelle j'ajouterai l'espèce néarctique *H. cressoni* (Fish.), ainsi qu'une clé des représentants oriento-australasiens du genre.

SOUS-GENRE HETEROPTERNA S. STR.

Je n'ai pu examiner l'espèce-type de ce sous-genre, *H. macleayi* Skuse, que bien après avoir entrepris ce travail ; certaines figures (tête, aile, genitalia mâles) ont donc été effectuées d'après une espèce très voisine, *H. affinis* Skuse. Les données sur la nymphe et la larve proviennent d'*H. chazeaui* Mat.

♂♀. — *Tête* (fig. 542-543) arrondie, aplatie d'avant en arrière, la face postérieure verticale et presque plane. Yeux très grands, occupant la presque totalité de la face latérale de la tête chez *H. macleayi, affinis, cressoni, ghesquierei, septentrionalis* et *interrupta*, plus petite, occupant les trois quarts ou les deux tiers de la face latérale de la tête chez les autres espèces. Une échancrure large, mais peu profonde, au-dessus de l'insertion des antennes ; pilosité oculaire courte et serrée. Occiput non ou très peu saillant au-dessus du bord des yeux, réduit en largeur dorsalement, couvert de courtes soies couchées, les préoculaires un peu plus longues que les autres. Trois ocelles chez toutes les espèces examinées sauf *H. flavovittata* et une espèce inédite des Iles Salomon. Quand il est présent, ocelle médian petit à punctiforme, exceptionnellement minuscule (*H. laterociliata*). Ocelles latéraux le plus souvent de grande taille, éloignés du bord de l'œil par au plus le double de leur propre diamètre (espèce-type : une fois). Trois calus ocellaires distincts, les latéraux grands, le médian très petit, prolongé en arrière par un sillon s'étendant jusqu'au foramen magnum (vérifié par potassage de la tête chez *H. affinis, interrupta* et *chazeaui*). Calus médian parfois effacé, peu distinct, absent chez les deux espèces dépourvues d'ocelle médian et chez *H. laterociliata*. Front large, sillon frontal distinct, pas de calus frontal. Antennes de 2+14 articles. Scape et pédicelle en entonnoir non prolongé par un bec ventral. Chez *H. macleayi*, premier flagellomère avec 4-5 macrochètes dorsaux, 2-4 avec trois, les suivants avec deux. Chez *H. affinis*, flagellomères 1-2 portant 4-7 macrochètes dorsaux, les suivants deux, le dernier un seul. Chez ces deux espèces, flagellomères 1-6 avec un seul macrochète ventral, les suivants sans macrochètes ; tous les macrochètes antennaires très courts. Chez d'autres espèces, les macrochètes dorsaux plus longs, les ventraux semblables (*H. flavovittata*, l'espèce inédite de Malaisie). Chez *H. ghesquierei* et toutes les espèces sud-américaines, macrochètes dorsaux longs, ventraux courts, un ou deux sur les premiers flagellomères (*tetraleuca, gagnei*), ou tous les macrochètes ventraux absents (toutes les autres espèces). Deux espèces ont un macrochète sur chacun des flagellomères 1-10 : *H. cressoni* et l'espèce malaise inédite, tandis qu'*H. affinis* n'en possède un que sur les flagellomères 1-6. Chez la plupart des espèces, le flagelle est brun avec un ou plusieurs des flagellomères terminaux d'un blanc argenté ou d'un jaune vif ; rarement, aussi un des flagellomères médians (*H. ghesquierei*). *H. affinis* et *macleayi* ont tous deux le flagelle unicolore, d'un jaune-roux. En ce qui concerne *H. macleayi*, les deux mâles examinés ont le flagelle jaune ou roux, il est brun chez la femelle ; je ne connais pas la femelle d'*H. affinis*. Deux autres espèces australasiennes ont un flagelle unicolore, brun : *H. flavovittata* et *montana*. Chez toutes les espèces, dernier flagellomère non apiculé (fig. 544). Face étroite (espèces australasiennes) à très étroite, mais bien sclérifiée, dénudée. Clypéus non saillant en avant des yeux, plus ou moins cilié. Trompe très courte, l'ensemble trompe-palpes ne dépassant qu'à peine le bord ventral des yeux. Hypopharynx sclérifié. Labelles très courtes, longuement ciliées ventralement, à la base, face interne membraneuse. Palpes réduits à un petit palpifère également cilié ventralement, et un palpomère ovoïde, dressé en avant, portant de très nombreuses petites cryptes sensorielles sur toute la face antérieure. Palpes plus développés chez les femelles examinées.

Thorax (fig. 545) peu arqué. Prothorax petit, plus ou moins fortement rétréci au milieu. Antépronotum cilié. Prosternum peu saillant, cilié.

Source : MNHN, Paris

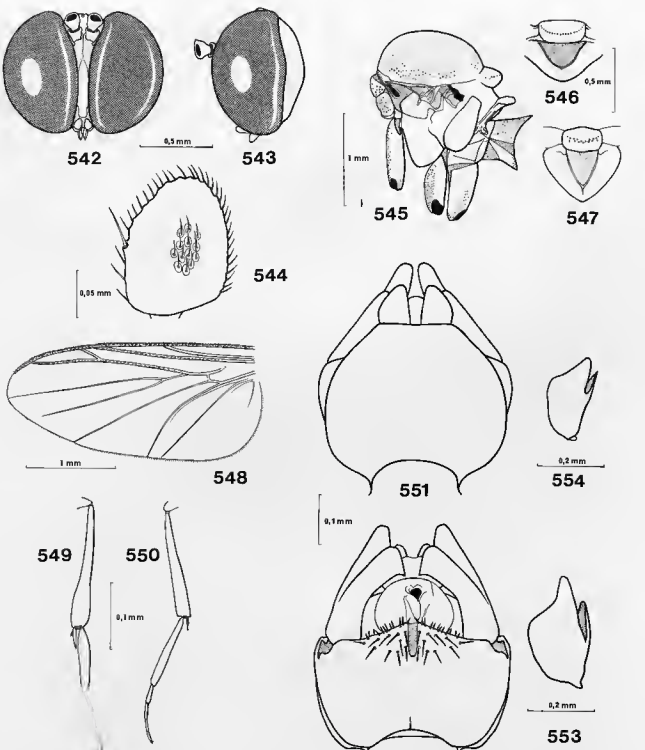


FIG. 542-554. — *Heteropterna affinis* Skuse, *macleayi* Skuse et *ghesquierei* Toll. : 542, *H. affinis*, tête, vue frontale ; 543, ♂, vue latérale ; 544, ♂, dernier flagellomère, vue interne (seuls quelques microchètes ont été représentés) ; 545, *H. macleayi*, thorax, hanches et segment abdominal I, vue latérale ; 546, ♂, zone membraneuse sous-scutellaire, vue caudale ; 547, *H. affinis*, ♂ ; 548, ♂, aile, face dorsale ; 549, ♂, tibia et tarse III, vue interne ; 550, *H. ghesquierei*, ♂, vue externe ; 551, *H. affinis*, hypopyge mâle, vue dorsale ; 552, ♂, vue ventrale ; 553, ♂, gonostyle, vue externe ; 554, *H. macleayi*, ♂.

Source : MNHN, Paris

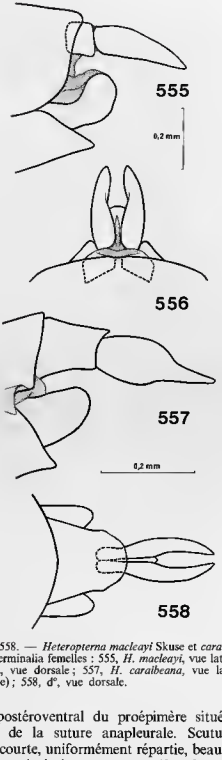


FIG. 555-558. — *Heteropterna macleayi* Skuse et *caraibeana* Mat., terminalia femelles ; 555, *H. macleayi*, vue latérale ; 556, ♂, vue dorsale ; 557, *H. caraibeana*, vue latérale (allotype) ; 558, ♂, vue dorsale.

Angle postéroventral du proépimère situé au-dessous de la suture anapleurale. Scutum à pilosité courte, uniformément répartie, beaucoup plus longue latéralement et en arrière. Scutellum semi-circulaire, portant de nombreuses soies marginales plus ou moins longues, disposées en plusieurs rangées chez *H. affinis*, sur une seule chez toutes les autres espèces. Disque scutellaire cilié chez l'espèce-type, *H. affinis* (une seule paire, longue), *H. flavovittata, montana, laterociliata, interrupta, chazeaui, vicina* et l'espèce des Iles Salomon, dénudé chez toutes les autres espèces. Médiotergite fortement anguleux, dépassant en arrière l'apex du scutellum, dénudé et portant une large zone sous-scutellaire membraneuse, déprimée, en triangle équilatéral (par exemple chez l'espèce-type) ou isocèle, dont la base s'étend sur toute la largeur du scutellum et le sommet atteint pratiquement l'apex du médiotergite (fig. 546-547) ; chez les espèces australasiennes (sauf *H. annulipes*), aire membraneuse moins développée. Pas de soies scabellaires. Pleures dénudées, sauf la partie dorsale de l'anépisterne et le proépisterne. Le latérotergite d'*H. laterociliata* porte un groupe d'une demi-douzaine de soies bien distinctes, ce qui est tout à fait exceptionnel dans le genre. Les soies anépisternales peuvent s'étendre sur la moitié ou le tiers du sclérite, ou au contraire (*H. macleayi, affinis, imperfecta*), seulement quelques soies [28] ; une fissure anépisternale courte. Suture médiopleurale fortement anguleuse, fosse médiopleurale peu profonde mais très nettement délimitée. Latérotergite à grand axe oblique, fortement saillant ventralement. Métépisterne bien plus large que haut.

Pattes. — Hanches relativement courtes, subégales, les postérieures pas plus longues que la moitié de la hauteur du médiotergite et du scutellum ensemble. Hanches I et II ciliées à la face antérieure et sur le tiers ou les deux tiers de la face externe ; quelques soies postérieures préapicales sur les hanches antérieures. Hanches III avec quelques soies externes préapicales et apicales (*H. affinis*), ou des rangées irrégulières plus ou moins nombreuses le long de la marge postérieure de la face externe chez les autres espèces ; pas de soies coxales postérieures. Fémurs normaux, à pilosité couchée, la ventrale plus longue et plus dressée que la dorsale ; de larges bandes dénudées subventrales. Tibias I et II normaux. Chez les deux espèces australiennes (*H. affinis* et *macleayi*), tibias III d'abord de diamètre normal, puis brusquement et fortement

28. FISHER (1941) décrit son *H. cressoni* en précisant que les soies anépisternales sont absentes ; les deux exemplaires que j'ai vus en sont pourvus.

Source : MNHN, Paris

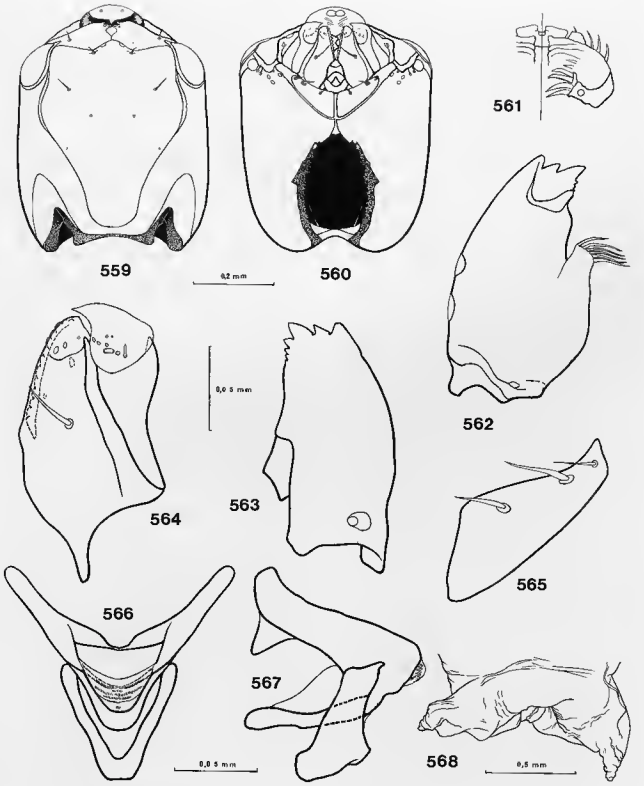


FIG. 559-568. — *Heteropterna chazeaui* Mat., larve IV : 559, tête, vue dorsale ; 560, d°, vue ventrale ; 561, labre, vue ventrale ; 562, mandibule, vue ventrale ; 563, d°, vue dorsale ; 564, stipes de la maxille, vue ventrale ; 565, cardo, d° ; 566, labium-hypopharynx, vue parafrontale ; 567, d°, vue latérale ; 568, extrémité de l'abdomen.

Source : MNHN, Paris

épaissis après le milieu (fig. 549). Chez *H. vicina*, l'aspect est semblable (fig. 596). Chez les autres espèces, tibias III régulièrement épaissis de la base vers l'apex, la largeur apicale au moins triple de la basale (fig. 550). Pas de zone sensorielle au tibia I. Microchètes tibiaux irrégulièrement disposés. Tibias I sans macrochètes. Tibias II avec quelques externes et ventro-externes, III avec quelques macrochètes dorsaux plus ou moins saillants de la villosité. Pas de macrochètes postérieurs II-III chez *H. macleayi* et *affinis*, pas de macrochètes postérieurs II chez *H. abdominalis* et *caraibeana*, les autres espèces avec des postérieurs aux tibias II-III. Éperons 1 : 2 : 2, le I pas plus long que la largeur apicale du tibia, les externes II-III réduits, le II atteignant la moitié ou le tiers de la longueur de l'interne, le III un peu moins de la moitié (un peu plus chez *H. flavovittata*). Tibia I avec un petit peigne interne distinct, II avec un petit peigne entre les éperons et un peigne postérieur, III avec les trois peignes complets. Protarse I un peu plus court que le tibia chez *H. macleayi* et *affinis*, de même longueur chez *H. fenestralis*, variant chez les autres espèces de un peu plus long à près de 1,5 fois sa longueur. Protarses II et III plus courts que les tibias correspondants, le protarse III considérablement épaissi chez les espèces australasiennes, surtout *H. macleayi* et *affinis* (fig. 549), un peu moins chez les autres espèces (fig. 550), pas du tout chez *H. vicina* (fig. 962). Protarses II et III avec des macrochètes ventraux disposés en rangées régulières. Griffes fortes, épaisses et finement serrulées chez le mâle, fines et spinuleuses chez la femelle.

Ailes (fig. 548, 584-586) larges, plus courtes que l'abdomen. Quelques macrotriches sur la membrane dans le champ anal. Coloration caractéristique, composée de taches antérieures plus ou moins intenses (ou tout le bord antérieur brun) alternant avec une ou deux taches blanches ou hyalines vers les extrémités de sc et de R4, parfois aussi une tache basalaire. Coloration se prolongeant ou non, brunâtre ou grisâtre, en arrière de la marge assombrie (chez *H. flavovittata*, pas de taches costales claires distinctes). Costale dépassant largement l'embouchure de R5, mais n'atteignant pas tout à fait l'apex de l'aile. Sous-costale longue, se terminant au niveau de la base de la fourche médiane, un peu avant chez les espèces néotropicales. Sc2 absente ou évanescente chez les espèces américaines et *H. ghesquieri* et *montana*, présente chez toutes les autres. R4 courte, plus ou moins oblique, son apex très proche de celui de R1 chez l'espèce-type, chez les autres éloignée de l'embouchure de R1 par environ la moitié de sa propre longueur ou un peu plus. R4+5 et R5 formant un angle très peu prononcé, la première bien plus longue que la dernière. Cellule basale petite, se terminant bien avant le niveau de l'apex de Sc, le plus souvent sans trace longitudinale de la base du secteur médian. Fusion radiomédiane plus courte que le pétiole de la fourche médiane. M2 interrompue avant le bord de l'aile. Cu1b à courbe prononcée, Cu2 longue. Anale 1 prolongée jusqu'à la marge de l'aile, A2 bien marquée, relativement longue.

Ciliation, face dorsale : C, R1, R4+5, R5, parfois base de Cu1b (*H. annulipes*). Face ventrale : toutes les nervures nues sauf la costale.

Abdomen mâle d'abord cylindrique, puis aplati ; huit segments prégénitaux apparents. Abdomen femelle aplati, sept segments prégénitaux apparents. Pas de sclérite intercalaire.

Genitalia mâles (fig. 551-554, *H. affinis* et *macleayi*). — Tergite IX grand, le plus souvent hexagonal à angles arrondis, recouvrant largement la face dorsale des gonocoxopodites, prolongé en arrière, de chaque côté, par un apodème mince et bien sclérifié ; non encoché à l'apex par la base des cerques. Sternite IX absent ou fusionné. Cerques petits, ciliés à la face dorso-externe. Hypoprocte de même taille que les cerques, cilié ventralement. Gonocoxopodites fusionnés ventralement, sauf à l'apex où se trouve une encoche membraneuse plus ou moins profonde. De part et d'autre de cette encoche, des soies gonocoxales spinuleuses. Gonocoxopodites non rebordés dorsalement, la base des gonostyles n'étant entourée, à la face interne, que de membrane. Gonostyles insérés latéralement, massifs, divisés en un lobe ventral et un lobe dorsal imparfaitement séparés, le dorsal mieux développé que le ventral, la face interne membraneuse (fig. 611-612). Phallosome court, non prolongé en arrière dans le segment VIII, distiphallus et apodèmes dorsaux bien sclérifiés, plancher membraneux.

Les principales variations de l'hypopyge du sous-genre *Heteropterna s. str.* seront étudiées dans la Partie phylogénétique de ce travail. Disons seulement qu'ils se séparent en deux groupes selon que le mode de fissuration des

Source : MNHN, Paris

gonostyles est dorsoventral (espèces australasiennes, fig. 611-618) ou latéral (toutes les autres espèces). Chez toutes les espèces non australasiennes, le tergite IX est relié à l'hypoprocte par un apodème sclérifié, parfois cilié. Chez *H. interrupta, laterociliata* et *montana*, espèces australasiennes, cette liaison existe aussi, mais très mince. Le tergite IX lui même peut être plus ou moins fortement échancré par la base des cerques. Chez la plupart des espèces, la face interne de la base des gonostyles est limitée par une bande sclérifiée et ciliée, en général mince, plus large chez *H. chazeaui, vicina, nigrescens* et *septentrionalis*.

Genitalia femelles (fig. 555-558). — Tergites VIII et IX et sternite IX entièrement membraneux. Tergite X petit, formant deux plaques latérales étroitement séparées sur la ligne médiane (espèce-type et autres espèces australasiennes pour lesquelles je dispose de femelles), ou au contraire grand, en arceau (comparer fig. 555-556 et 557-558). Cerques uniarticulés, minces et allongés. Plaque ventrale courte, mais bien sclérifiée et ciliée. Sternite VIII entièrement séparé ventralement en deux parties dont les marges externes et apicales sont ciliées et fortement rebordées.

Nymphe. — Je dispose d'une nymphe femelle mûre d'*H. chazeaui*, qui a malheureusement été victime du cannibalisme d'une larve qui l'a endommagée. Teinte générale jaune marqué de brun en fonction des téguments imaginaux, parfaitement visibles sous la cuticule (sauf les ptérothèques). Tête formée dorsalement par la céphalothèque et les deux tiers basaux de la face dorsale des cératothèques. Celles-ci courtes et larges, suivant le bord dorsal, puis externe, des yeux, pour se terminer au niveau de la base de la première paire de hanches. Plaque clypéofaciale, stomatotbèque et palpothèques transparentes, leurs limites très peu visibles.

Thorax peu arqué, la partie la plus haute du scutum se situant un peu en-dessous du sommet de l'occiput. Stigmate antérieur situé sur une papille, l'apex portant cinq orifices. Ptérothèques atteignant le milieu du troisième segment abdominal. Fourreaux des balanciers visibles seulement à la base, dorsalement. Pédothèques : pattes antérieures entièrement visibles, de même que l'apex des hanches médianes, les tibias et les tarses II et les tarses III dans leur moitié apicale. Enveloppes des éperons I bien visibles, leur apex n'atteignant pas la ligne médiane. Ce qui reste des fourreaux des tarses disposés côte à côte, sans recouvrement. Papilles des stigmates abdominaux II-IV petites, celles des V-VII grandes. Cerques dans deux fourreaux formant des lobes accolés.

Larve IV. — Les plus grandes des larves vivantes observées faisaient près de 25 mm. La plus grande des larves fixées atteint environ 20 mm. Sur le vivant, tête jaune faiblement marquée de brun en arrière. Thorax à téguments lisses, blanc translucide, marqué de deux bandes longitudinales d'un noir violacé, de chaque côté de la ligne médiane. L'une est latérale, mince et discontinue ; elle n'intéresse que les segments thoraciques II-III. L'autre est dorsale et continue, beaucoup plus large. Elle s'étend des deux tiers postérieurs du segment thoracique I aux trois quarts postérieurs du segment III, les bandes de part et d'autre de la ligne médiane étant réunies par un large pont transversal, et prolongées en arrière, jusqu'à la marge postérieure du segment, par un processus mince (fig. 569). Abdomen finement annelé, portant six bandes d'un violet-grisâtre clair qui sont en continuité du segment abdominal I au VII. Ces bandes se répartissent en une paire de médianes, une paire de dorsolatérales et une paire de latérales. Les deux derniers segments abdominaux portent de petites taches violet-grisâtre dispersées.

Tête (fig. 559-560) un peu plus longue que large (0,6 × 0,44 mm), quadrangulaire. Foramen occipital en dièdre à 90°. Apotome clypéofrontal complet, non désclérifié en arrière. Suture clypéolabrale entière. Aire clypéale entière, large au milieu, portant une paire de soies latérales. Aire frontale avec une paire de pores antérieurs de part et d'autre de la ligne médiane, une paire de soies proches de ces pores, également le long de la suture clypéofrontale ; une paire de soies plus grandes au niveau du bord postérieur des antennes, et deux paires de pores médians, les externes très petits. Pont postoccipital bien sclérifié. Gènes fortement convexes, rapprochées ventralement au niveau des cardo maxillaires, où elles ne sont séparées que par un étroit espace membraneux. Incisions postérieures petites, peu profondes, triangulaires. Carènes postoccipitales très bien marquées, étroites, non prolongées par une zone cuticulaire transparente. Les gènes portent à la marge ventrale et antérieure, de

Source : MNHN, Paris

chaque côté, une paire de soies et quatre pores. Aire paraclypéale réduite. Antennes petites, ovales, prolongées en avant par un petit processus saillant. Trois encoches très petites correspondent aux sensilles périphériques. Phragme dorsal bien développé, phragme ventral réduit. Stemmates de taille moyenne, sans socle. Tentorium composé d'un pont postérieur étroit et courbé, et d'une paire de bras antérieurs extrêmement fins.

Labre (fig. 561) : sclérite labral bien développé, en arceau, échancré et désclérifié dorsalement sur la ligne médiane ; une paire de soies latérales. Tormae courtes, bien sclérifiées. Quatre dents prémandibulaires peu sclérifiées, auxquelles s'ajoutent deux dents accessoires presque transparentes. Une paire de sensilles dorsales ; sensilles L7 très bien développées, en position subapicale. Sillon sagittal peu marqué. Cinq digitations aiguës de chaque côté. Pas de lobes labraux latéraux.

Mandibules (fig. 562-563) en pyramide à trois faces. Face ventrale non échancrée, sans zone crénelée, un profond pore basal. Face externe avec deux zones hyalines circulaires. Face dorsale avec une dent subapicale peu développée. Prostheca formée d'un lobe aux limites indistinctes, portant à l'apex cinq soies transparentes, éloignées de la dent subapicale. Lobe inciseur formé d'une forte dent, de trois moyennes et de trois petites.

Maxilles (fig. 564-565) : cardo transverse, bien sclérifié, portant trois fines soies sensorielles le long du bord antérieur, l'externe plus petite. Stipes divisé en galéolacinia et palpifère par une suture maxillaire bien visible. Palpifère bien sclérifié le long de la suture, le reste membraneux. Zone sensorielle comptant huit sensilles, dont une ovale et une en baguette ; apex saillant et pointu. Galéolacinia avec treize dents subégales. Deux sensilles dorsales, trois apicoventrales et une soie ventrale. Apophyse maxillaire courte.

Labium-hypopharynx (fig. 566-567) : lobe hypopharyngien denticulé à l'apex. Sclérite hypopharyngien formant deux étriers réunis en avant, leurs plans faisant un angle d'environ 45°. Apex des branches de l'étrier dorsal élargi en triangle pour soutenir un cadre hypopharyngien petit et peu sclérifié. Sclérite prélabial en forme de U, peu épaissi à la base.

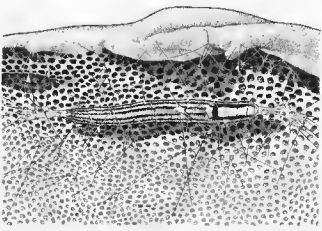
Thorax : segments quadrangulaires, à tégument lisse, formant des bourrelets latéraux sur le méso- et le métathorax. Stigmate prothoracique présent, simple, circulaire la lumière atteignant environ 0,03 mm, le diamètre externe 0,04 mm. Face ventrale du prothorax portant quelques rangées transversales antérieures de spinules, presque tout le segment dépourvu d'ornementation. Mésothorax et métathorax à rangées antérieures de spinules, le reste du tégument sculpté de dépressions vermiculaires.

Abdomen : premier segment en majeure partie lisse, seulement un bourrelet postérieur. Tous les segments suivants finement annelés, sauf le VIII, faiblement annelé, presque lisse ventralement, et le IX, lisse. Deux lobes terminaux de part et d'autre de l'anus (fig. 568). Segment I dépourvu de spinules ventrales. Segment II avec 6-7 rangées ventrales et postérieures de spinules très courtes, espacées, disposées en rangées irrégulières et dispersées. Segments III-VIII avec chacun une triple rangée de spinules, les rangées VII-VIII plus longues, les spinules un peu plus grandes. Pas de stigmates abdominaux visibles en microscopie à transmission, simple ou à contraste interférentiel.

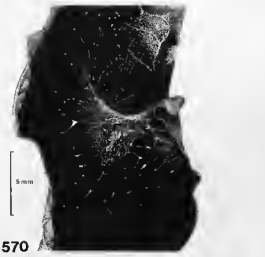
J'ai examiné des exuvies de larves I et II, ainsi que des larves III : elles ne diffèrent que par la taille de la larve IV.

Biologie. — L'espèce-type a été trouvée dans deux grottes australiennes. Aucune capture dans ce milieu n'a été signalée depuis et la présence sous terre d'*H. macleayi* est sans doute accidentelle, à moins que cette espèce ne fréquente la zone de pénombre des entrées comme le font de nombreux Mycetophiloïdea qui ne sont pas cavernicoles pour autant (*cf.* MATILE, 1970b). SKUSE (1888) a capturé ses deux exemplaires d'*H. macleayi* dans des toiles d'araignées où, d'après lui, ils étaient suspendus aux fils par les pattes postérieures, la tête en bas. ANNANDALE a également pris le type d'*H. quadripunctata*, de Calcutta, dans une toile d'araignée, sans préciser si cette espèce montrait la même position que l'espèce australienne (BRUNETTI, 1912). On sait que l'habitude de se suspendre dans les toiles d'araignées n'est pas rare chez les Keroplatidae et quelques autres Mycetophiloidea (voir plus loin au sujet de *Tolletia*), mais en ce qui me concerne, je les ai toujours observés accrochés par les pattes antérieures, comme sur les autres substrats. C'est cette position qu'adoptaient les *H. chazeaui* que j'ai pu longuement examiner vivants, et l'observation de SKUSE pourrait bien

Source : MNHN, Paris



569



570

FIG. 569-570. — *Heteropterna chazeaui* Mat. : 569, larve III dans sa toile, sous un polypore ; 570, cocon de nymphose sous une feuille morte.
D'après Matile, 1988c.

être le fait d'un *lapsus calami* lors de la rédaction de son article.

Les premiers états d'*Heteropterna s. str.* sont restés inconnus jusqu'à ce que j'aie pu récolter des larves d'*H. chazeaui* et les mener jusqu'à l'éclosion de l'imago (*cf.* MATILE, 1988c). Cependant, Z. LIEPA a élevé *H. macleayi*, en Nouvelle-Galles du Sud, de *Trametes versicolor* et de *Stereum semilugens* (données inédites sur étiquettes de spécimens *in* ANIC). Les larves d'*H. chazeaui* ont été découvertes dans la pluvisylve sur sol sédimentaire (HOLLOWAY, 1979, localité 26) du Col d'Amieu, vers 420 m d'altitude, sous des Polypores appartenant à l'espèce *Microporus xanthopus* (Fries) Kuntze (J. PERREAU det.). Il s'agit d'un Microporaceae très commun sous les tropiques de l'Afrique occidentale à toute la zone Pacifique. Ces champignons étaient nombreux dans la localité, poussant sur les branches et branchettes tombées à terre. Les larves tissent une toile de récolte en nappe et une toile grégaire désorganisée, serrée, à gouttelettes de tailles variées, ainsi que leur toile-refuge. En élevage au laboratoire, les toiles ont été retissées individuellement. L'aspect d'une toile-refuge est représenté sur la figure 569. Les larves se tiennent dans leur réseau la face ventrale vers l'hyménium du Polypore. La piste principale, muqueuse, est plus étroite que l'animal et amarrée par des fils rares et fins, dépourvus de gouttelettes ; cette piste atteint environ le double de la longueur de la larve.

Avant la nymphose, la larve IV tisse un cocon très rudimentaire en utilisant en partie le substrat. L'un des cocons observé en détail a été construit dans le creux d'une feuille morte repliée. Entre ses deux bords, sont d'abord tissés quelques filaments en réseau à mailles très lâches. Au-dessous est constitué un réseau serré, épais, irrégulier, qui manque sur la face formée par la feuille morte, sur laquelle ne se trouvent que quelques filaments. Un autre cocon a été construit sur une feuille moins repliée : il affecte la forme d'un entonnoir très lâche, parsemé de gouttelettes (fig. 570). La partie ne reposant pas sur la feuille est là aussi recouverte d'un deuxième réseau plus lâche, comportant davantage de zones à film muqueux. La larve est donc capable d'adapter la forme de son cocon de nymphose à celle du substrat, qui n'est pas le Polypore-hôte.

La colonie, contenant des larves à divers stades, a été récoltée le 30.11.1983. Une douzaine d'imagos ont éclos pendant une tournée sur le terrain entre le 15 et le 17.12, jour pendant lequel un imago vivait encore. Le 18.12, observation d'un cocon renfermant une nymphe jeune (yeux rouges) et de quelques larves de 25 mm ou plus petites. Le 19, l'une des grandes larves s'attaque au cocon mentionné plus haut et ronge les derniers segments abdominaux de la nymphe, qui est alors mise en alcool. Deux cocons ont survécu à 25 heures d'avion et ont donné deux femelles écloses à Paris le 27.12.1983.

Répartition. — Cosmopolite à prédominance tropicale. Restreint au Japon pour la région

Source : MNHN, Paris

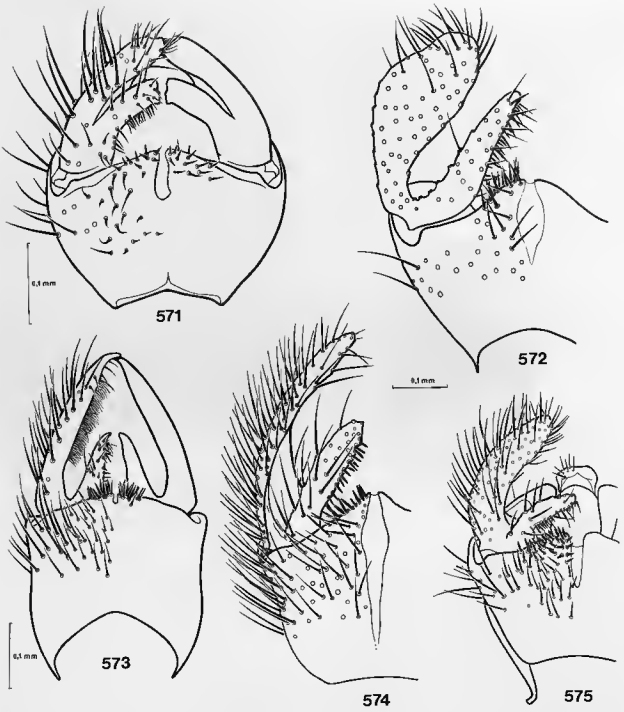


FIG. 571-575. — Hypopyge mâle de quelques *Heteropterna* néotropicaux (vue ventrale ; holotypes) : 571, *H. imperfecta* Mat. ; 572, *H. triangularis* n. sp. ; 573, *H. caraibeana* Mat. ; 574, *H. perdistincta* n. sp. ; 575, *H. gagnei* n. sp. Fig. 571 et 573 d'après Matile (1982b).

Source : MNHN, Paris

paléarctique. L'unique espèce néarctique (*H. cressoni*) n'était connue que de Pennsylvanie, mais j'ai vu des exemplaires du Texas et du Maryland. En région australasienne, n'atteint pas la Nouvelle-Zélande, en région néotropicale, absent de la sous-région chilienne (fig. 1252).

Matériel examiné. — Toutes les espèces décrites sauf *H. annulipes* (Colless) et *quadripunctata* (Brunetti). S'y ajoutent les espèces inédites décrites ci-dessous (dont *H. laterociliata* et *montana*, non cités dans mon travail de 1986), ainsi que trois espèces non nommées, représentées par des femelles et provenant de Malaisie, des Iles Salomon et des Philippines (British Museum, Londres, pour les deux premières, U.S. National Museum, Washington, pour la dernière).

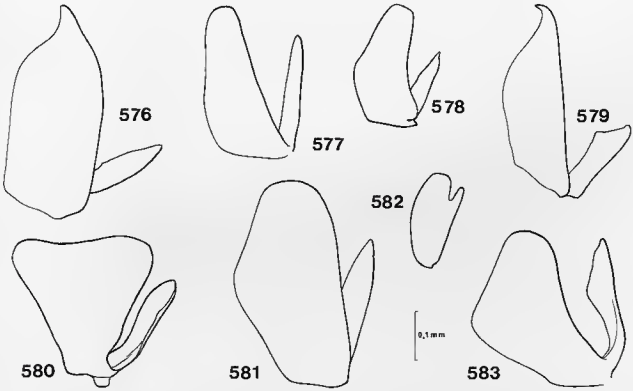


FIG. 576-583. — Gonostyle des *Heteropterna* néotropicaux, vue latérale (ciliation non représentée) : 576, *H. abdominalis* Lane ; 577, *H. perdistincta* n. sp. (holotype) ; 578, *H. gagnei* n. sp. (d°) ; 579, *H. caraibeana* Mat, (d°) ; 580, *H. triangularis* n. sp. (paratype) ; 581, *H. tetraleuca* Edw. ; 582, *H. imperfecta* Mat. (holotype) ; 583, *H. trileuca* Edw.

Clé des espèces américaines

1. — Les quatre derniers flagellomères blancs ou largement marqués de blanc **2**
   — Au plus les trois derniers flagellomères blancs ou jaunes **3**
2. — Hanches II-III jaunes, sauf à l'apex. Jamaïque ..... ***major*** (Curr.)
   — Hanches II-III brunes. Gonostyle mâle : fig. 581. Sous-région brésilienne ..... ***tetraleuca*** Edw.
3. — Les trois derniers flagellomères blancs ou jaunes **4**
   — Les deux flagellomères apicaux blancs ou jaunes **8**

Source : MNHN, Paris

4. — Pas plus de trois soies anépisternales. Hypopyge mâle : fig. 571, 582. Trinidad ..... ***imperfecta*** Mat.
— Soies anépisternales nombreuses 5

5. — Cu1b fortement enfumée sur une courte distance ; tergites abdominaux avec des marques claires, obliques, en plus des bandes transversales. Hypopyge mâle : fig. 591-592. États-Unis ..... ***cressoni*** (Fish.)
— Cu1b non enfumée ; tergites abdominaux avec seulement des bandes transversales 6

6. — Hanches jaunes, les II-III seulement légèrement brunies aux faces antérieures et externes. Hypopyge mâle : fig. 574, 577. Argentine ..... ***perdistincta*** n. sp.
— Hanches entièrement brunes 7

7. — Scutum brun-roux, avec des bandes longitudinales minces, plus sombres, très peu distinctes. Hypopyge mâle : fig. 572, 580. Brésil ..... ***triangularis*** n. sp.
— Scutum brun, avec des bandes longitudinales larges, distinctes, jaunâtres. Gonostyle mâle : fig. 583. Sous-rég. brésil. . ***trileuca*** Edw.

8. — Cu1b fortement enfumée sur une courte distance ; tergites abdominaux avec des marques claires, obliques, en plus des bandes transversales. Hypopyge mâle : fig. 575, 578. Pérou .. ***gagnei*** n. sp.
— Cu1b non enfumée ; tergites abdominaux avec seulement des bandes transversales 9

9. — Aile supérieure à 2,6 mm ; tache apicale blanche large. Gonostyle : fig. 576. Sous-rég. brésil. ..... ***abdominalis*** Lane
— Aile inférieure à 2,2 mm ; tache apicale blanche étroite. Hypopyge : fig. 573, 579. Trinidad ..... ***caraibeana*** Mat.

Clé des espèces oriento-australasiennes

1. — Antennes unicolores ; aile : coloration brune limitée au bord costal 2
— Au moins un flagellomère jaune ou blanc ; coloration alaire plus étendue 7

2. — Deux ocelles ; aile dépourvue de tache costale claire. Hypopyge mâle : fig. 600-601, 614. Fidji ..... ***flavovittata*** n. sp.
— Trois ocelles, le médian parfois punctiforme ; aile avec deux taches costales blanches ou de larges zones byalines 3

3. — Soies anépisternales peu nombreuses ; tibia III brusquement et fortement épaissi après le milieu, et protarse III fortement élargi (fig. 549) ; tibias II-III sans macrochètes postérieurs 4
— Soies anépisternales étendues au moins sur le tiers dorsal du pleurite ; tibia III régulièrement épaissi de la base vers l'apex et protarse III moins élargi, ou le tibia III seul brusquement épaissi (fig. 596) ; tibias II-III avec des macrochètes postérieurs 5

4. — Protarse III aussi large que la plus grande largeur du tibia. Gonostyle mâle : fig. 554, 611. Australie (Nouvelle-Galles du Sud) ..... ***macleayi*** Skuse

Source : MNHN, Paris

— Protarse III un peu plus étroit que la plus grande largeur du tibia. Hypopyge mâle : fig. 551-553, 612. Australie (Nouvelle-Galles du Sud) ..... ***affinis*** Skuse

5. — Tibia III brusquement épaissi (fig. 596). Hypopyge mâle : fig. 595, 615. Vanuatu ..... ***vicina*** n. sp.

— Tibia III régulièrement épaissi de la base vers l'apex **6**

6. — Scutum brun avec trois bandes longitudinales jaunes, la médiane élargie le long du bord antérieur du scutum, les latérales divisées par une ligne brune. Hanches III jaunes avec une petite tache postbasale brune ; fémur III bruni à la base. Tergites abdominaux II-V en grande partie jaunes ; sternites II-V bruns avec 4 taches jaunes. Hypopyge mâle : fig. 602-603, 608, 613. Nouvelle-Guinée ..... ***interrupta*** n. sp.

— Scutum jaune avec trois bandes brunes, la médiane non élargie en avant. Hanches III brunes, sauf à la base ; fémurs III brunis à la base. Tergites abdominaux II-V en grande partie bruns ; sternites jaunes à bande apicale brune. Hypopyge mâle : fig. 604-605, 609, 618. Nouvelle-Guinée ..... ***montana*** n. sp.

7. — Latérotergite portant des soies discales. Hypopyge mâle : fig. 606-607, 610, 617. Nouvelle-Guinée ..... ***laterociliata*** n. sp.

— Latérotergite dénudé **8**

8. — Quart antérieur du scutum jaune pâle, le reste brun avec trois bandes longitudinales jaunes. Marge antérieure de l'aile faiblement brunie. Hypopyge mâle : fig. 597, 616. Nouvelle-Calédonie .... ***chazeaui*** Mat.

— Scutum autrement coloré. Marge antérieure de l'aile fortement brunie 9

9. — Quatre flagellomères apicaux jaunes. Ailes : fig. 586. Hypopyge mâle : fig. 587. Japon ..... ***septentrionalis*** (Okada)

— Deux ou trois flagellomères apicaux jaunes ou blancs..... **10**

10. — Pas de flagellomère concolore avec les préapicaux ; dernier flagellomère jaune ou blanc. Couleur de fond des pattes jaune **11**

— Au moins un flagellomère médian concolore avec les préapicaux ; dernier flagellomère noir. Couleur de fond des pattes noirâtre ou brunâtre **12**

11. — Flagellomères apicaux d'un blanc sale. Première tache costale blanche ne touchant pas l'apex de Sc ; Cu1b régulièrement courbée. Hanches jaunes, la III brunie à l'apex. Mâle inconnu. Bengale. ..... ***quadripunctata*** (Brunetti)

— Flagellomères apicaux d'un jaune vif. Première tache costale touchant l'apex de Sc (fig. 585) ; Cu1b brusquement courbée avant l'apex. Hanches en majeure partie brunes. Hypopyge mâle : fig. 598-599. Sri Lanka ..... ***fenestralis*** n. sp.

12. — Flagellomères 12-13 entièrement jaunes, 11 brun. Scutum à bandes brunes. Fémurs et tibias noirâtres. Hypopyge mâle : fig. 589-590. Sumatra ..... ***nigrescens*** (Edw.)

— Flagellomères 11-13 entièrement jaunes. Scutum à bandes jaune pâle. Fémurs et tibias brunâtres. Palau Islands ... ***annulipes*** (Coll.)

Source : MNHN, Paris

Heteropterna (H.) gagnei n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3 mm. Tête : occiput, calus ocellaire et front noirs, poudrés de gris. Trois ocelles, le médian punctiforme, les externes éloignés de la marge oculaire par un peu plus de leur plus grand diamètre. Antennes : scape, pédicelle et flagelle brun-noir, sauf les deux derniers flagellomères, jaunes ; flagellomères 1-3 avec 1-2 macrocbètes ventraux, très courts. Face et palpes jaunes.

Thorax : prothorax roux, une tache dorsale brune de part et d'autre de la ligne médiane, antèpronotum et proépisterne bruns. Scutum brun-roux, marqué de trois larges bandes longitudinales rousses, la médiane divisée en deux par une ligne sagittale brune. Scutellum jaune sombre, dépourvu de soies discales. Médiotergite jaune, zone membraneuse sous-scutellaire grande, prolongée pratiquement jusqu'à l'apex du sclérite. Pleures brun clair, anépisterne brun sombre, presque noir dorsalement ; une bande jaune oblique, s'étendant de l'angle antérodorsal du katépisterne au tiers ventral du mésépimère.

Pattes : hanches jaunes, les antérieures brunies sur toutes les faces antérieure et externe, les II brunies aux faces antérieure et externe sauf à la base, les III brunes sur toute la face externe, la face postérieure jaune à la base, le reste d'un brun plus clair que celui de la face externe. Fémurs (les pattes II manquent) jaunes, brunis à la base, les fémurs III également brunis à l'apex. Tibias jaunes, le III fortement bruni à l'apex, la face externe jaune-brunâtre. Tarses I jaune pâle. Protarse III brun, tarsomères II-III jaunes, annelés de brun, les suivants jaunes. Protarse I 1,3 fois plus long que le tibia.

Ailes jaunes, la marge antérieure brune sauf à la base, portant deux taches blanches situées l'une après l'apex de Sc, l'autre après celui de R4. Apex et marge postérieure d'un brun moins foncé, une trace brune de part et d'autre de CuIb. Sc2 présente mais très faible. Fusion radiomédiane atteignant la moitié de la longueur du pétiole de la fourche médiane. Balanciers : pédicelle jaune, capitule brun-noir.

Abdomen : tergite I brun, jauni à la base et sur la ligne médiane. Tergites II-IV jaunes, avec une étroite bande apicale brune et une marque discale en fer à cheval qui rejoint latéralement la bande apicale. Tergites V-VII jaunes sur le tiers basal, le reste brun. Sternite I brun, avec deux petites taches latérales jaunes. Sternite II jaune, portant une marque brune en forme de H plus large que haut, la marge apicale finement brunie. Sternites III-IV jaunes, marqués d'une croix brune et la marge apicale étroitement brunie. Sternite V : quart basal jaune, le reste brun avec deux grandes taches latérales jaunes, les sternites suivant jaunes sur le tiers basal, le reste brun.

Hypopyge (fig. 575) brun. Tergite IX hexagonal, échancré par la base des cerques, ceux-ci relativement petits ; par contre, hypoprocte très bien développé et sclérifié, dépassant largement en arrière des cerques. Gonocoxopodites séparés ventralement par une étroite encoche sagittale, de part et d'autre de laquelle sont disposées des épines serrées. Lobe interne des gonostyles beaucoup plus court et plus étroit que l'externe (fig. 578).

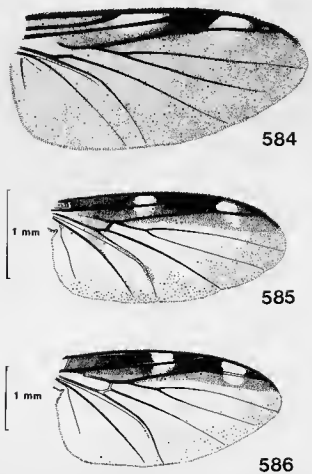


FIG. 584-586. — Ornementation alaire de quelques *Heteropterna* : 584, *H. affinis* Skuse ; 585, *H. fenestralis* n. sp. (holotype) ; 586, *H. septentrionalis* Okada.

Source : MNHN, Paris

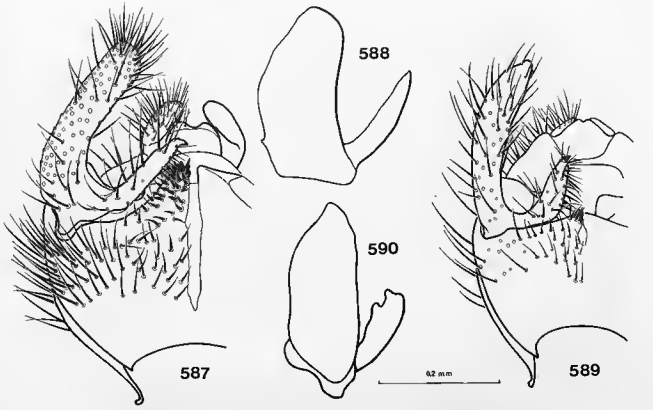


FIG. 587-590. — Genitalia mâles des *Heteropierna* orientaux (*part.*) : 587, *H. septentrionalis* Okada, hypopyge, vue ventrale ; 588, d°, gonostyle, vue latérale (ciliation non représentée) ; 589, *H. nigrescens* (Edw.), hypopyge, vue ventrale (lectotype) ; 590, d°, gonostyle, vue latérale (ciliation non représentée).

Holotype mâle : Pérou, Loreto, San Antonio, 11.08.1965 (*J. C. Hitchcock jr.*). À l'U.S. National Museum, Washington. L'espèce est amicalement dédiée à mon Collègue Raymond GAGNÉ en remerciement des nombreux Keroplatidae qu'il m'a communiqués, dont l'espèce en question.

Heteropterna (H.) perdistincta n. sp.

Heteropterna trileuca : LANE, 1960 : 375, *pro parte* (exemplaires d'Argentine), *non* EDWARDS, 1940 ; erreur de détermination.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 4 mm. Tête : occiput brun-noir à poudré argenté ; calus ocellaire noir. Trois ocelles, le médian bien plus petit que les externes. Front brun-noir. Antennes : scape et pédicelle bruns ; flagelle brun, sauf les flagellomères 12, jaune-brunâtre, 13, entièrement jaune, et 14, jaune bruni à l'apex. Face et palpes jaunes.

Thorax : scutum brun-roux, portant trois bandes longitudinales jaune-roux dont la médiane est divisée en deux par une ligne sagittale brun-noir progressivement effacée vers l'arrière. Scutellum brun, dépourvu de soies discales. Médiotergite jaune, aire membraneuse sous-scutellaire étroitement encadrée de brun, son apex atteignant celui du médiotergite. Pleures jaune-brunâtre, une bande oblique, jaune, reliant le proépisterne à la partie ventrale du mésépimère.

Pattes jaune-roux, les hanches II-III légèrement brunies aux faces antérieures et externes. Fémurs II brunis à la base, III à la base et à l'apex. Tibia III bruni à l'apex (tibias et tarses II manquent). Tarsomères III brunâtres, étroitement jaunis à l'apex. Protarse I 1,4 fois plus long que le tibia.

Ailes hyalines, l'apex et la marge antérieure brunis, sauf la base de la marge, claire, et deux taches blanches, l'une à l'apex de Sc, l'autre à celui de R4. Sc2 réduite à une trace. Balancier : pédicelle jaune, capitule brun.

Source : MNHN, Paris

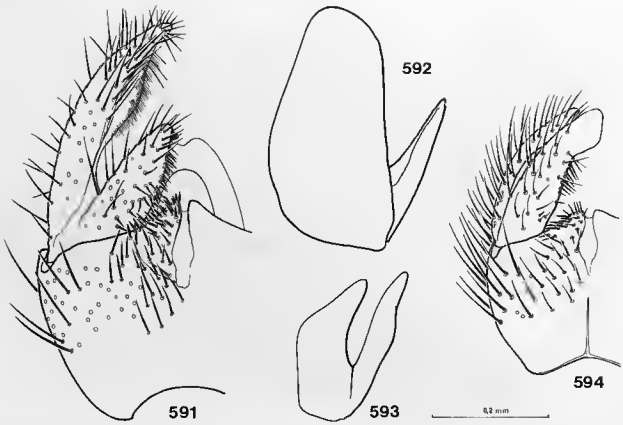


FIG. 591-594. — Genitalia mâles des *Heteropterna* : 591, *H. cressoni* (Fish.), vue ventrale ; 592, ♂, gonostyle, vue latérale (ciliation non représentée) ; 593, *H. ghesquierei* Toll., gonostyle, vue latérale (ciliation non représentée) ; 594, ♂, hypopyge, vue ventrale.

Abdomen : tergite I jaune-brunâtre, étroitement bruni à la marge apicale. Tergites suivants jaunes, le VII bruni à l'apex. Sternite I brun. Sternite II brun avec une large tache apicale jaune ; III brun avec deux taches latérales basales jaunes et une grande tache jaune apicale ; IV brun avec deux taches jaunes basales et deux apicales plus petites ; V avec deux taches basales jaunes seulement ; VI jaune-brunâtre, sans taches, VII jaune-brunâtre, plus sombre à l'apex.

Hypopyge (fig. 574) brun. Tergite IX hexagonal, le bord apical profondément échancré pour le logement des cerques. Zone membraneuse ventrale des gonocoxopodites longue. Gonostyles profondément bilobés, le lobe dorsal bien plus large que le ventral (fig. 577), mais non foliacé comme chez ***H. trileuca*** (fig. 583).

Holotype mâle : Argentine, Prov. Jujuy, Sierra Zapla, 30.01.1940 (*M. Aczèl*). Au Museu de Zoologia, São Paulo. Cette espèce est très proche d'*H. trileuca* Edw., avec lequel LANE l'a confondue. Elle s'en distingue surtout par l'ornementation antennaire, les hanches plus claires et la taille plus réduite du lobe dorsal des styles.

Heteropterna (H.) triangularis n. sp.

H. trileuca : LANE, 1962 : 9, *non* EDWARDS, 1940 (*pro parte* : exemplaire du Brésil) ; erreur de détermination [29].

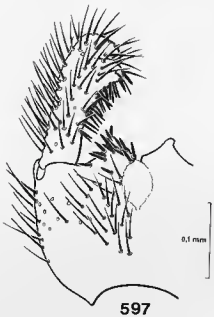
Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 2,9 mm. Tête : occiput et front entièrement noirs à poudré argenté. Trois ocelles, le médian punctiforme. Antennes brun-noir, sauf les trois derniers

29. Dans la même publication, LANE cite un exemplaire du Pérou dont les gonostyles sont plus minces que chez les spécimens de *H. trileuca* qu'il a étudiés. Il s'agit sans doute de *H. perdistincta*.

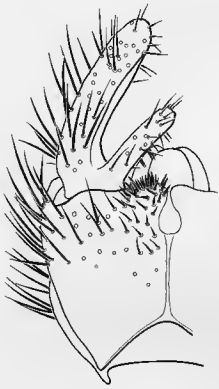
Source : MNHN, Paris

595

596



597



598

599

FIG. 595-599. — Genitalia mâles (et patte) des *Heteropterna* : 595, *H. vicina* n. sp., hypopyge, vue ventrale (holotype) ; 596, d°, tibia et protarse III, vue interne (d°) ; 597, *H. chazeaui* Mat., hypopyge mâle, vue ventrale (d°) ; 598, *H. fenestralis* n. sp., d° ; 599, d°, gonostyle, vue latérale (ciliation non représentée).
Fig. 597 d'après Matile (1988c).

Source : MNHN, Paris

flagelloméres, jaunes, l'apex du quatorziéme bruni. Pas de macrochétes ventraux. Face jaune-grisâtre, trompe jaune-brunâtre, ainsi que les palpes.

Prothorax brun. Scutum brun-roux, portant trois bandes longitudinales brunes, minces, á peine visibles. Scutellum brun-roux, dépourvu de soies discales. Médiotergite jaune-roux, aire sous-scutellaire grande. Sclérites pleuraux roux, l'anépisterne, la partie ventrale du katépisterne et la face postérieure du latérotergite brunis.

Pattes : hanches brunes ; fémurs I-II brun-roux, le III jaune, bruni à la base et, plus largement, á l'apex. Tibias I-II jaunes, III brun, noirci á l'apex. Tarses I-II jaunes, non annelés, tarse III brun, également non annelé. Protarse I 1,3 fois plus long que le tibia. Éperons roux, l'externe III inférieur à la moitié de l'interne.

Aile : marge antérieure fortement brunie, sauf à la base ; une tache blanche occupant la premiére moitié de l'intervalle Sc-R1, une autre touchant l'apex de R4 et occupant presque toute la cellule. Sc2 évanescente. Balanciers : pédicelle jaune, capitule brun-noir.

Abdomen : tergite I brun, étroitement jauni á la base sur la ligne médiane. Tergites II-III entiérement bruns, indistinctement plus clairs á la base ; tergites IV-V bruns avec une étroite bande basale jaune, les tergites suivants entiérement bruns. Sternite I brun, jaune sur la ligne médiane, sternite II brun avec deux taches apicales arrondies ; III brun avec quatre taches jaunes, IV-VI bruns avec une large bande basale jaune en prolongement de celle des tergites, sternites suivants bruns.

Hypopyge (fig. 572) brun, l'apex du lobe gonostylaire externe largement jauni. Tergite IX rétréci à l'apex, fortement encoché par la base des cerques, ceux-ci un peu plus courts que l'hypoprocte, qui est relié au tergite IX, de chaque côté, par un large apodéme cilié à l'apex. Fente gonocoxale longue, zones spinuleuses peu étendues, soies ventrales rares. Gonostyles (fig. 580) : lobe externe large, triangulaire, lobe interne modérément large.

Holotype mâle : Brésil, État de Ceará, Fortaleza, 03.1960 (*V. Sherlock*). Paratype mâle : Brésil, Nova Teutonia, « 27°11′ B 52°23′ L », 300-500 m, 09.1975 (*F. Plaumann*). Holotype au Museu de Zoologia, São Paulo, paratype au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Cette espéce est très proche d'*H. trileuca* et *perdistincta*, dont elle se distingue surtout par les genitalia, en particulier par la forme des styles externes (comparer fig. 577, 580, 583), par le scutum pratiquement unicolore et l'ornementation abdominale. *H. triangularis* et *perdistincta* se séparent tous deux d'*H. trileuca* par la premiére tache costale blanche, qui touche l'apex de Sc, au lieu d'en être séparée par une petite zone brune.

Heteropterna (H.) flavovittata n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3,5 mm. Tête : occiput brun-noir, calus ocellaire noir. Ocelle médian absent, ocelles latéraux éloignés de la marge oculaire par le double de leur propre diamètre. Front brun clair. Antennes : scape et pédicelle jaune-orangé, flagelle brun-noir. Face et palpes jaune-orangé. Yeux plutôt petits pour le genre, occupant un peu plus des deux tiers de la face latérale de la tête.

Thorax : prothorax jaune, sauf le proépisterne, brun. Calus huméraux jaunes. Scutum brun, portant trois larges bandes jaunes, les deux latérales plus sombres, la médiane plus courte mais sa coloration prolongée sur le bord antérieur du scutum, de part et d'autre. Scutellum brun-noir, quelques soies discales en plus des marginales. Médiotergite jaune-roux, bruni à la pointe de l'aire membraneuse sous-scutellaire, celle-ci petite, á peine plus longue que le scutellum, ne dépassant pas le milieu de la hauteur du médiotergite. Pleures jaunes, anépisterne et katépisterne mésothoraciques largement brunis, le latérotergite moins largement, le métépisterne brun.

Pattes : hanches jaune-roux, les II-III avec une tache apicale brune. Il ne subsiste, en dehors des hanches, que la patte postérieure gauche : fémur jaune, étroitement bruni à la base ; tibia et tarse jaunes, très assombris par la ciliation, le tibia de plus bruni á l'apex. Éperons brun-noir, l'externe un peu plus long que la moitié de l'interne.

Ailes hyalines, la base et l'apex enfumés, une tache brune, grossiérement quadrangulaire, recouvrant tout R4 et l'apex de R1. Balanciers : pédicelle jaune, capitule brun.

Abdomen : tergite I brun, avec une bande sagittale jaune à limites indécises. Tergites II á VII bruns, une bande transversale basale jaune. Tergite VIII jaune. Sternite I brun, sternites II-V jaunes marqués de brun latéralement, VI et VII jaunes á la base, bruns á l'apex.

Source : MNHN, Paris

Hypopyge (fig. 600) jaune, le tergite IX légèrement bruni, hexagonal à angles arrondis. Aire membraneuse gonocoxale petite, ovale. Gonostyles en forme de dièdre entièrement ouvert en dedans, la face ventrale portant une pointe préapicale sclérifiée (fig. 601).

Allotype femelle semblable à l'holotype, mais occiput jaune-brunâtre sur toute sa partie postérieure, et médiotergite non bruni à l'apex. Fémur I bruni à l'apex, II à la base et à l'apex. Tergite abdominal VII brun, ovipositeur jaune.

Holotype mâle : Fidji, Suva, 28.12.1947 (*R.A. Lever*), D690, BM 1947-13. Allotype femelle : mêmes localité et récolteur, 9.08.1944, D924. Holotype et allotype au British Museum (Nat. Hist.). Un paratype mâle : d°, 24.09.1938, D389, au Muséum de Paris. Un paratype mâle, Nukulau Is., 20.06 [sans année] (*D. Stoner*), US National Museum, Washington. L'espèce est très distincte par la forme des gonostyles mâles,

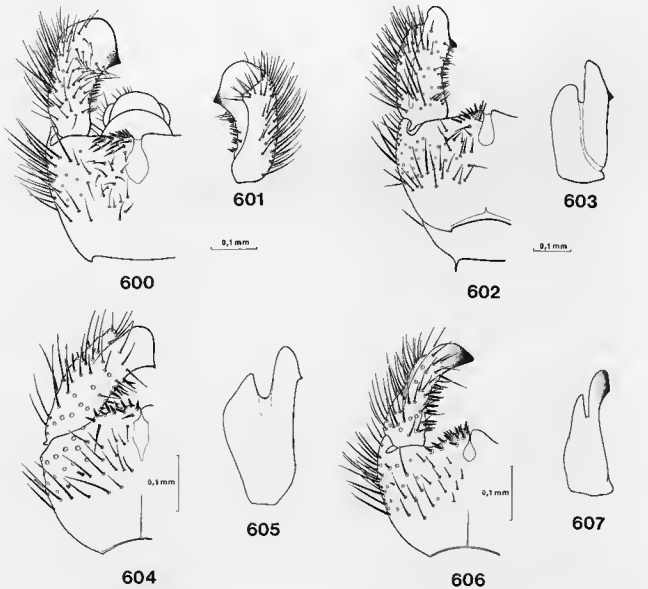


FIG. 600-607. — Genitalia mâles des *Heteropterna* australasiens (holotypes) : 600, *H. flavovittata* n. sp., hypopyge, vue ventrale ; 601, d°, gonostyle, vue dorsale ; 602, *H. interrupta* n. sp., hypopyge, vue ventrale ; 603, d°, gonostyle, vue latérale (ciliation non représentée) ; 604, *H. montana* n. sp., hypopyge, vue ventrale ; 605, d°, gonostyle, vue latérale (ciliation non représentée) ; 606, *H. laterociliata* n. sp., hypopyge, vue ventrale ; 607, d°, gonostyle, vue latérale (ciliation non représentée).

Source : MNHN, Paris

le flagelle antennaire dépourvu d'articles apicaux jaunes ou blancs et l'aile sans taches antérieures blanches.

Heteropterna (H.) interrupta n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3,1 mm. Tête : occiput et front brun-noir, calus ocellaire noir. Trois ocelles, le médian punctiforme, les latéraux éloignés de la marge oculaire par leur propre diamètre. Antennes : scape brun-jaune, pédicelle jaune-brunâtre (flagelle brisé). Face et palpes jaunes.

Thorax : prothorax jaune, sauf le proépisterne, brun. Scutum : calus huméraux jaunes, le reste brun avec trois bandes longitudinales jaunes. Bande médiane assombrie dans sa moitié postérieure, en avant prolongée en arc de cercle jusqu'aux calus huméraux ; bandes latérales coupées en deux par une bande transversale brune. Scutellum brunâtre, un peu plus clair sur le disque, portant quelques soies à ce niveau, en plus des marginales. Médiotergite jaune, aire membraneuse sous-scutellaire grande, atteignant presque l'apex du médiotergite. Pleures brun clair marqué de jaune, métépisterne brun sombre.

Pattes jaune-roux, les banches II brunies à la face antérieure, rousses à la face externe, les III avec une petite tache postbasale brune et l'apex assombri. En dehors des hanches, seule subsiste une patte postérieure : fémur et tibia brunis à l'apex, tarsomères I-IV bruns, étroitement jaunis à l'apex, V jaune. Éperons bruns, l'externe III à peine plus long que la moitié de l'interne.

Ailes jaunes, brunies le long de la marge antérieure. Une tache blanche après l'apex de Sc, une autre entre l'apex de R4 et celui de R5. Balancier à pédicelle jaune et capitule brun-noir.

Abdomen : tergite I brun, jauni à la base. Tergites II-V jaunes, légèrement brunis à la marge postérieure, une faible bande longitudinale médiane brune. Tergites VI-VII bruns. Sternite I brun avec une paire de taches jaunes subapicales. Sternites II-V bruns, avec quatre grandes taches jaunes étroitement séparées de brun, formant comme une fenêtre. Sternites VI-VII bruns, le VII plus sombre.

Hypopyge (fig. 602) brun. Tergite IX subquadrangulaire, fortement échancré à l'apex pour le logement des cerques. Zone membraneuse gonocoxale en ovale allongé. Gonostyles incomplètement divisés en deux lobes subégaux, le lobe interne portant une forte dent sclérifiée au niveau du tiers apical (fig. 603, 613).

Holotype mâle : Nouvelle-Guinée, Papua, Cape Rodney, 10 m, 2-4.11.1960, piège de Malaise (*J.L. Gressitt*). Bishop Museum, Honolulu. L'espèce est bien caractérisée par ses bandes scutales interrompues et la forme particulière des gonostyles mâles.

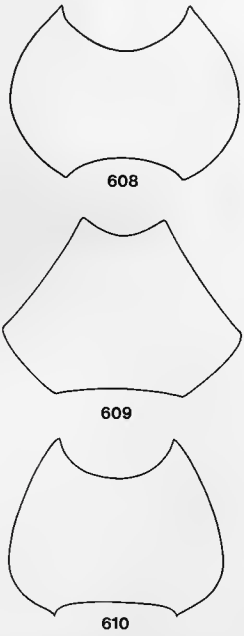


FIG. 608-610. — Tergite IX mâle des *Heteropterna* de Nouvelle-Guinée (ciliation non représentée ; holotypes) : 608, *H. interrupta* n. sp. ; 609, *H. montana* n. sp. ; 610, *H. laterociliata* n. sp.

Source : MNHN, Paris

Heteropterna montana n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3,8 mm. Tête : occiput roux, calus ocellaire noir. Trois ocelles, le médian minuscule, les latéraux éloignés de la marge oculaire par environ 1,5 fois leur propre diamètre. Front roux. Antennes : scape et pédicelle roux, flagelle uniformément brun, sauf la base du premier flagellomère. Face jaune, palpes roux.

Thorax : prothorax jaune-roux, sauf le proépisterne, brun. Scutum jaune-roux, portant trois bandes longitudinales brunes peu marquées, la médiane mince, prolongée jusqu'au bord antérieur du scutum. Scutellum roux, quelques petites soies discales en plus des longues marginales. Médiotergite brun-jaunâtre, aire membraneuse sous-scutellaire jaune-roux, atteignant presque l'apex du médiotergite. Pleures jaunes, sauf l'anépisterne, le mésépimère et les deux tiers ventraux du katépisterne, bruns.

Pattes jaune-roux, hanches I brunies à l'apex, II et III brunes, sauf à la base. Fémurs II-III étroitement brunis à la base, largement à l'apex. Tibias et tarses III brisés. Éperons jaune-brunâtre, l'externe II atteignant environ la moitié de l'interne.

Ailes grises sur le disque, marge antérieure brune, cellule basale et partie postérieure à M4 d'un jaune hyalin, de même que deux larges taches costales situées l'une à peu près au milieu de l'intervalle Sc-R1, l'autre juste après R4. Sc2 absente. Balanciers : pédicelle jaune, capitule brun.

Abdomen : tergite I brun, les suivants bruns à large bande basale jaune. Sternite I brun, sternites suivants jaunes, avec une large bande apicale brune.

Hypopyge (fig. 604-605) jaune-brunâtre, tergite IX hexagonal allongé, étroit à l'apex et, à ce niveau, légèrement échancré pour le logement des cerques (fig. 609). Zone membraneuse gonocoxale ventrale très courte et étroite. Gonostyles (fig. 605, 618) incomplètement divisés en deux lobes subégaux, plus nettement séparés l'un de l'autre que chez *H. chazeaui* ; lobe interne largement arrondi à l'apex et portant une dent préapicale large, comme chez *H. flavovittata*.

Holotype mâle : Nouvelle-Guinée : NE, Morobe District, Mt Kaindi, N. Peak, 2, 350 m, 14-20.10.1966 (*G.A. Samuelson*). Bishop Museum, Honolulu.

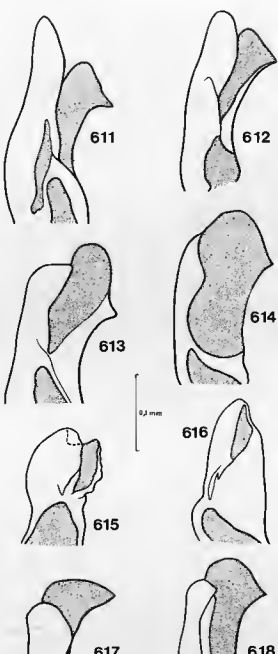


FIG. 611-618. — Gonostyle des *Heteropterna* australasiens (ciliation non représentée ; zones membraneuses en pointillé) ; 611, *H. macleayi* Skuse ; 612, *H. affinis* Skuse ; 613, *H. interrupta* n. sp. (holotype) ; 614, *H. flavovittata* n. sp. (d°) ; 615, *H. vicina* n. sp. (d°) ; 616, *H. chazeaui* Mat. (paratype) ; 617, *H. laterociliata* n. sp. (holotype) ; 618, *H. montana* n. sp. (d°).

Fig. 611-614, vue dorsale ; fig. 615-618, vue dorso-interne.

Source : MNHN, Paris

Heteropterna laterociliata n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 2,9 mm. Tête : occiput jaune-roux, bruni sur le disque, calus ocellaire noir. Trois ocelles, le médian petit, mais non punctiforme, les latéraux éloignés de la marge oculaire par près de deux fois leur propre diamètre. Front brun clair, jauni au milieu. Antennes : scape et pédicelle jaunes ; flagelle brun, le flagellomère 13 jaune, le 14 brisé. Face et palpes jaunes.

Thorax : prothorax jaune, sauf le proépisterne, brun. Scutum brun clair, jauni latéralement, portant trois bandes longitudinales jaunes, la médiane prolongée jusqu'à la marge antérieure du scutum et divisée en deux par une ligne sagittale brune indécise, surtout en arrière. Scutellum jaune sombre, portant trois petites soies discales en plus des longues marginales. Médiotergite jaune, zone sous-scutellaire grande, atteignant l'apex du médiotergite. Pleures jaunes, sauf le mésanépisterne, la partie ventrale du mésokatépisterne, dorsale du latérotergite et antérieure du métépisterne, légèrement brunis. Latérotergite portant un groupe de sept soies courtes, mais bien distinctes, situées vers le milieu de la face latérale.

Pattes jaunes marquées de brun : hanches I légèrement brunies à la base et à l'apex, II brunes sauf à la base et à la face postérieure, III brunes sur les deux tiers apicaux des faces externe et postérieure. Fémurs II-III étroitement brunis à la base. Tibia III régulièrement élargi de la base vers l'apex et étroitement bruni à ce niveau ; quelques petites soies postérieures. Protarses III distinctement épaissis.

Ailes grises, sauf la cellule basale, hyaline au-dessous de la trace de M, et la marge antérieure, brune avec deux taches claires, l'une après le milieu de l'intervalle Sc-R1 (la marge plus fortement brunie après cette tache), l'autre juste après

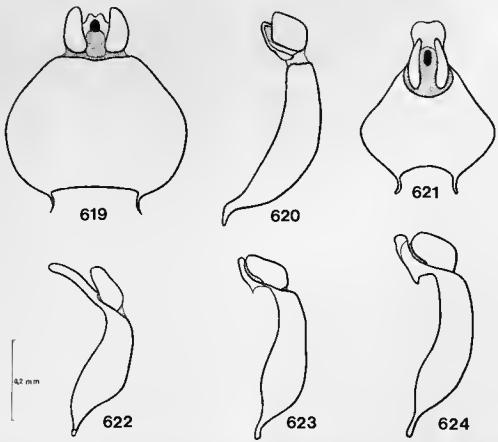


FIG. 619-624. — Rapports du proctigère et du tergite IX chez les mâles de certains *Heteropterna* : 619, *H. macleayi* Skuse, vue dorsale ; 620, d°, vue latérale ; 621, *H. gagnei* n. sp., vue dorsale ; 622, d°, vue latérale ; 623, *H. interrupta* n. sp., vue latérale ; 624, *H. abdominalis* n. sp., d°.

Source : MNHN, Paris

R4. Balanciers : pédicelle jaune, capitule brun-noir.

Abdomen jaune-roux marqué de brun. Tergites I-VI jaune-roux, indistinctement tachés de brun à l'apex, latéralement, les suivants portant une bande apicale brune. Sternite I bruni à l'apex, II-VI jaunes, brunis á l'apex et aux marges latérales, en outre une bande sagittale brune ; sternites suivants bruns, indistinctement jaunis á la base.

Hypopyge (fig. 606-607) brun-jaunâtre. Tergite IX grossiérement rectangulaire, peu rétréci á l'apex, et á ce niveau largement échancré pour l'insertion des cerques (fig. 610). Une étroite liaison sclérifiée entre le tergite et l'hypoprocte. Zone membraneuse gonocoxale ventrale ovale et étroite. Gonostyles divisés en un lobe dorsal et une lame ventrale plus longue, l'incision entre les deux profonde (fig. 617). Lame ventrale recourbée vers la ligne médiane à l'apex, et formant une dent plus sclérifiée á ce niveau.

Holotype mâle : Nouvelle-Guinée, NE, Morobe District, Ulap, 800-1 100 m, 09.1968 (*W.A. Steffan & Y.M. Hoang*). Bishop Museum, Honolulu.

qui reste du tarse III brunis. Tibia III assez largement élargi á partir du milieu (fig. 596). Éperons jaunes, l'externe III environ d'un tiers plus court que l'interne.

Ailes jaunes, faiblement enfumées á la marge antérieure et á l'apex, une tache plus sombre à l'apex de Sc, une á celui de R1, s'étendant jusqu'á R4, une troisième à l'apex de R5. Fusion radiomédiane courte, n'atteignant que le quart de la longueur du pétiole de la fourche médiane. Balanciers : pédicelle jaune, capitule brun-noir.

Abdomen : tergite I jaune, indistinctement bruni á l'apex et latéralement ; II brun, largement jauni á la base sur les côtés, III-V jaunes, faiblement brunis à l'apex, VI-VII bruns. Sternite I jaune, sternites II-V jaunes avec une tache apicale triangulaire brune, VI-VII jaunes á la base, bruns á l'apex.

Hypopyge (fig. 595) semblable á celui d'*H. chazeaui* (comparer fig. 595 et 597), brun, mais les gonostyles proportionnellement plus courts et plus arrondis (fig. 615).

Holotype mâle : Vanuatu (Nouvelles-Hébrides) Aneityum, 11.1930 (*L.E. Cheesman*), BM 1931-27. British Museum (Nat. Hist.), Londres.

Heteropterna vicina n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3 mm. Tête ; occiput brun-noir, le reste de la tête détruit.

Thorax : prothorax jaune, sauf le proépisterne, brun. Tiers antérieur du scutum jaune pâle, le reste brun, avec trois bandes longitudinales jaune-roux á limites peu distinctes. Scutellum jaune, brun á la face inférieure, quelques soies discales en plus des marginales. Médiotergite jaune, zone membraneuse sous-scutellaire petite, n'atteignant pas l'apex du sclérite. Pleures jaunes, sauf l'anépisterne, brun sur sa plus grande partie, jauni en arriére, le katépisterne, indistinctement bruni en haut, et le latérotergite, trés faiblement bruni dorsalement et le long de la marge postérieure.

Pattes : hanches jaunes, les II légérement brunies á l'apex, les III brunies sur environ la moitié de la face externe. Le reste des pattes II manque. Fémur I jaune, III brun, jauni à la face ventrale. Tibias et tarses jaunes, le tibia III étroitement bruni á l'apex, plus largement mais moins fortement á la base. Apex du tarse I et ce

Heteropterna (H.) fenestralis n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3 mm. Tête : occiput, calus ocellaire et front uniformément noirs. Trois ocelles, le médian plus petit que les externes. Antennes brunes, sauf l'extrême base du premier flagellomére et les trois derniers, qui sont d'un jaune vif. Face jaune, palpes roux.

Thorax ; prothorax brun-roux, proépisterne et prosternum bruns. Scutum brun sombre marqué de roux ; une bande médiane finement divisée en deux par une ligne brune, la teinte rousse se prolongeant á angle droit á la marge du scutum, et deux bandes latérales, indistinctement interrompues au milieu par une tache plus sombre. Également une tache postalaire jaune. Scutellum brun, dépourvu de soies discales. Médiotergite roux, zone membraneuse sous-scutellaire grande, prolongée jusqu'à l'apex du médiotergite. Pleures brunes.

Pattes : hanches brunes, les II et III jaunes á la face postérieure, cette dernière barrée par une bande préapicale brune sur la III, dont la face antérieure est également jaunie. Fémurs jaune sombre, les II et III largement brunis á la base et

Source : MNHN, Paris

á l'apex. Tibias jaune-brunâtre, les II-III étroitement brunis à l'apex. Éperons jaunes. Tarses bruns.

Ailes (fig. 585) grisâtres, fortement enfumées le long de la marge antérieure, celle-ci portant deux taches blanches, l'une á l'apex de Sc, l'autre á celui de R4. Balancier : pédicelle jaune, capitule brun.

Abdomen : tergite I brun. Tergite II jaune, avec une bande transversale médiane brune, interrompue au milieu, et une bande apicale brune. Tergite III-IV bruns, une bande transversale médiane jaune, dilatée en avant. Tergite V brun á taches discales et latérales jaunes indistinctes, les tergites suivants bruns. Sternite I brun, les suivants jaunes marqués de taches brunes latérales et sagittales, les sternites VI-VII bruns, sans taches.

Hypopyge (fig. 598) brun. Tergite IX hexagonal, peu échancré par les cerques á l'apex. Aire membraneuse des gonocoxopodites réduite. Gonostyles profondément divisés en deux, le lobe externe large, le lobe interne court et étroit, bordé de quelques soies spiniformes (fig. 599).

Holotype mâle : Sri Lanka, Matale, 3.05.1925, sur fenêtre (sans nom de récolteur) ; un paratype mâle : Sri Lanka, Colombo, 10.07.1914 (*id.* ; R. S. White det. *Ceroplatus quadripunctatus* Brun.) ; un paratype mâle : ♂, sans localité (*Dr. Thwaites*), B7/25, BM 1867. Holotype et paratype de Colombo au British Museum (Nat. Hist.), Londres ; paratype sans localité au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Cette espèce diffère notamment d'*H. quadripunctata* (Brunetti), du Bengale, par la tache alaire basale blanche touchant l'apex de Sc, Cu1b beaucoup plus courbée, l'anale bien plus éloignée de cette nervure ; la marge postérieure de l'aile est moins fortement enfumée, les hanches sont presque entiérement brunes et les trois derniers flagellomères antennaires d'un jaune vif au lieu de blanc sale. Le paratype sans localité présente quelques légéres différences hypopygiales avec l'holotype : lobe externe du gonostyle un peu plus large, zone membraneuse gonocoxale plus longue ; ces différences sont peut-être de nature subspécifique.

Heteropterna nigrescens Edwards, **n. comb.**

Keroplatus (Heteropterna) nigrescens Edwards, 1931c : 263.

Le British Museum posséde deux syntypes mâles montés sur le même morceau de polypore. L'un d'eux est ici désigné comme **lectotype** ; hypopyge et gonostyles : figures 589-590. Le paralectotype a été monté sur un polypore distinct.

SOUS-GENRE SCROBICULA MATILE.

Scrobicula Matile, 1970c : 782. Espéce-type : *Heteropterna (Scrobicula) balachowskyi* Matile, 1970c, par désignation originale.

Ce sous-genre diffère du sous-genre nominatif par les caractéres suivants :

Imago. — Tête (fig. 625-626) : yeux moins grands, l'occiput dépassant légérement la marge supérieure dorsalement, plus largement en arriére. Macrochètes antennaires beaucoup plus longs, atteignant au moins la longueur des flagellomères médians, ou encore plus longs. Dernier flagellomére étroitement apiculé (fig. 627). Face nettement moins rétrécie, sillon frontal effacé.

Thorax (fig. 628) : prosternum dénudé. Zone membraneuse sous-scutellaire étroite et profonde, en triangle isocéle à base de longueur inférieure aux deux tiers des côtés (fig. 629). Anépisterne dépourvu de soies, fissure anépisternale réduite.

Pattes : hanches á soies plus longues. Tibia III un peu moins élargi, protarse III non élargi et aussi long que le tibia (fig. 631). Griffes mâles plus développées.

Ailes (fig. 630) enfumées mais dépourvues de taches. Sous-costale bien plus courte, se terminant un peu aprés la base de la fusion radiomédiane. Anale 1 interrompue un peu avant la marge, A2 plus réduite que chez *Heteropterna s. str.*

Genitalia mâles (fig. 632-633) : tergite IX excessivement grand, recouvrant quasi totalement le reste des piéces génitales, y compris les cerques et l'hypoproctе ; prolongé en arriére par des apophyses basales massives. Gonocoxo-

Source : MNHN, Paris

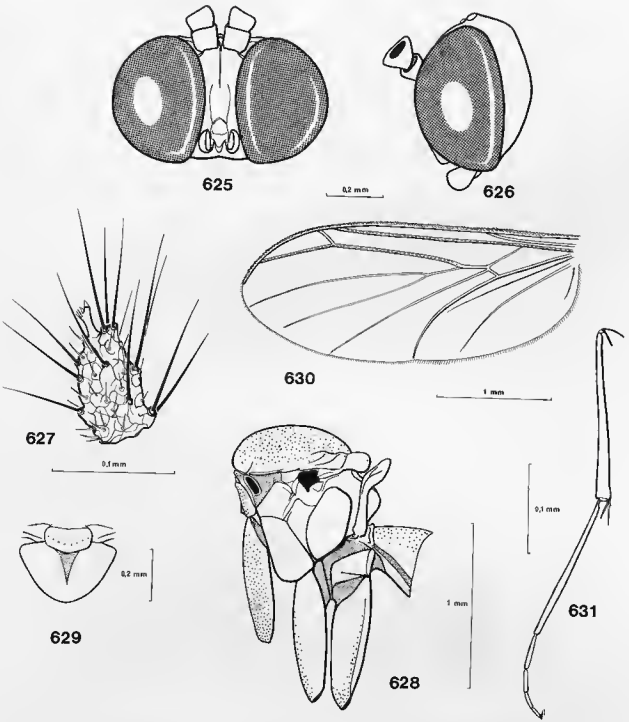


FIG. 625-631. — *Heteropterna (Scrobicula) balachowskyi* Mat. : 625, tête, vue frontale ; 626, ♂, vue latérale ; 627, dernier flagellomère antennaire, ♂ ; 628, thorax, hanches et segment abdominal I, ♂ ; 629, zone membraneuse sous-scutellaire, vue caudale ; 630, aile, face dorsale ; 631, tibia et tarse III, vue externe.

Source : MNHN, Paris

podites développés ventralement entre les gonostyles et portant à ce niveau des séries d'épines disposées en peignes, l'ensemble de ce tubercule relié aux apodèmes gonocoxaux dorsaux, qui sont larges, bien sclérifiés et ciliés. Gonostyles aplatis, à insertion latéroventrale ; non divisés en un lobe ventral et un lobe dorsal, mais en un grand lobe externe et un petit lobe interne denticulé, fortement sclérifié. Apodèmes gonocoxaux dirigés vers l'arrière et rejoignant les apodèmes de l'édéage en formant un angle arrondi visible à l'extérieur des gonocoxopodites et du tergite IX.

Une femelle du Natal (*in* Canadian National Collection, Ottawa) se rapporte sans doute à ce sous-genre connu jusqu'ici par le seul holotype d'*H. balachowskyi*, de République Centrafricaine, et un mâle de Côte d'Ivoire (Matile, 1988a). Cependant, le dernier flagellomère antennaire est dépourvu d'apicule, les soies coxales sont courtes, le protarse III un peu moins long que le tibia. Aile jaune, ni tachée ni enfumée. Nervure A1 prolongée jusqu'à la marge. Ovipositeur profondément invaginé dans les segments prégénitaux, dont dépasse juste l'extrémité des cerques. En l'absence d'un mâle, je réserve mon opinion sur la place de cette espèce dans les *Scrobicula*.

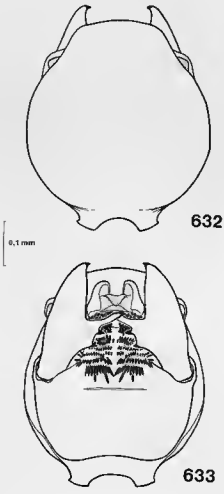


Fig. 632-633. — *Heteropterna (Scrobicula) balachowskyi* Mat., hypopyge mâle : 632, vue dorsale ; 633, vue ventrale.

Larve IV (fig. 634-637). — Je ne dispose que d'une exuvie, déjà décrite en 1970 (Matile, 1970c). On notera que la description originale des mandibules et des maxilles comportait quelques erreurs d'observation : les figures 636-637 ont été corrigées en conséquence.

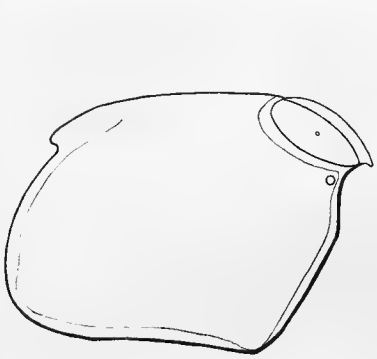
Larve à tête jaune marquée de brun, les segments thoraciques d'un blanc translucide, l'abdomen violacé. Apotome clypéofrontal (fig. 635) allongé, échancré au milieu du bord postérieur. Aire clypéale bien délimitée, sauf au milieu, où la suture clypéofrontale est effacée. Aire frontale avec, en arrière de la suture, deux paires de grosses sensilles et deux paires de petites. Cinq paires de sensilles discales. Labre petit, transparent ; sclérite labral bien développé, non désclérifié au milieu.

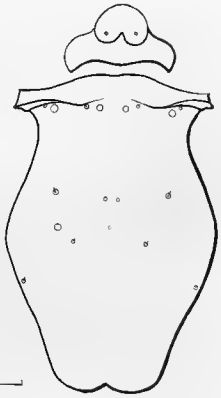
Gènes (fig. 634) larges, marges brunes, bien délimitées. Incisions postérieures très peu développées. Antennes grandes, en verre de montre, un petit lobe saillant en avant. Autant que l'on puisse en juger d'après la disposition des pièces de l'exuvie, les gènes semblent séparées comme chez *Heteropterna s. str.* par un espace membraneux plus étroit que chez *Keroplatus*, mais non punctiforme comme chez *Cerotelion*.

Mandibules (fig. 636) pointues à l'apex, le lobe inciseur composé d'une grosse dent et de cinq petites. Face dorsale avec une grosse dent subapicale. Prostheca bien développée, comportant notamment deux longues soies ramifiées à l'apex ; un gros pore basal. Face externe avec deux pores sensoriels circulaires.

Maxille (fig. 637) : partie sclérifiée du palpe maxillaire bien développée, fortement concave au bord externe. Zone sensorielle peu étendue, comportant une grande sensille en anneau, une en baguette, trois en tubercule et trois en cercle. Galéolacinia avec douze dents de taille croissante de l'apex à la base. Face ventrale : un gros pore sensoriel et deux sensilles allongées sur la zone apicale ; pas de soie maxillaire. Face

Source : MNHN, Paris





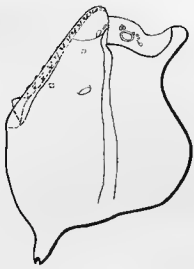


FIG. 634-637. — *Heteropterna (Scrobicula) balachowskyi* Mat., larve IV (exuvie) : 634, gène, antenne et stemmate, vue latérale ; 635, apotome clypéofrontal et sclérite labral, vue dorsale ; 636, mandibule, face ventrale ; 637, stipes de la maxille (♂).
D'après Matile (1970c).

Source : MNHN, Paris

dorsale : deux petites sensilles circulaires. Apophyse maxillaire trés courte. Cardo portant une seule grosse soie, dans l'angle externe. Complexe labium-hypopharynx non observé.

Biologie. — Une seule larve a été récoltée en République Centrafricaine, dans un tas de bois mort près d'un ruisseau, dans la forêt dense humide de La Maboké. Elle tissait une toile laminaire analogue á celle des *Keroplatus* du groupe *testaceus*. Au laboratoire, cette larve s'est montrée peu active, fuyant la lumiére et quittant rarement sa toile-refuge, tissée dans une anfractuosité du bois : son activité est sans doute nocturne. Un cocon de nymphose a été commencé le 2 novembre dans une grosse fente. Le cocon est bien individualisé, comme chez *Keroplatus*, mais il est protégé par une deuxiéme toile plus lâche, circulaire, tissée entre le plafond et le plancher de la fente ; sa structure est donc analogue sur ce point á celle d'*Heteropterna (H.) chazeaui*. L'éclosion a eu lieu au bout de six jours.

Répartition. — Région afrotropicale (Côte d'Ivoire, République Centrafricaine, et peut-être Natal).

Matériel examiné. — Les deux exemplaires connus d'*H. (Scr.) balachowskyi* et l'espéce du Natal.

GENRE HIKANOPTILON N. GEN.

Espéce-type : *Hikanoptilon demoulini* n. sp.

Je connais depuis longtemps un exemplaire de Keroplatidae africain á antennes pectinées, communiqué par l'Institut royal des Sciences naturelles de Bruxelles, et paraissant appartenir à un genre inédit. Cet exemplaire a été vu par TOLLET, qui en a monté les genitalia en préparation. Cette lame n'a malheureusement pu être retrouvée dans les collections de l'IRSN, malgré les efforts de mon collégue G. DEMOULIN, qui n'a pas hésité, par ailleurs, á m'envoyer toutes les préparations et les dessins de Keroplatidae abandonnés par TOLLET. Ayant maintenant examiné des exemplaires de tous les genres et de presque toutes les espéces de Keroplatidae á antennes pectinées, je crois pouvoir décrire cette espéce en l'attribuant á un nouveau genre, bien que les piéces génitales mâles en demeurent inconnues, ce qui est pourtant á éviter en règle générale. L'espéce posséde en effet des caractéres hautement significatifs et pourra être reconnue sans difficulté si l'on en trouve un exemplaire complet : c'est le seul *Keroplatini* á antennes pectinées, á latérotergites ciliés, face entiérement velue ; les éperons externes III sont absents comme chez *Xenokeroplatus*. La vive coloration alaire devrait en outre avoir une valeur spécifique.

Derivatio nominis : du grec ικανος, suffisant, et πτιλον (allusion au genre *Platyroptilon*). Genre : neutre.

♂. — *Tête* (fig. 638-639) ovoïde, aplatie, plus large que haute. Occiput peu saillant au-dessous des yeux, couvert de courtes soies couchées, les postoculaires et les ventrales plus longues. Deux ocelles sur un calus commun profondément bilobé, prolongé en arriére par un sillon sagittal très court. Calus ocellaire cilié. Ocelles grands, séparés de la marge oculaire par environ 1,5 fois leur propre diamétre. Yeux grands, occupant les deux tiers de la face latérale de la tête, trés légérement échancrés au-dessus des antennes. Pilosité longue, dépassant largement le diamétre d'une ommatidie, mais absente vers le bord antérieur des yeux. Front large et mince, sillon médian faible, prolongé par un tubercule frontal court ; pas de véritable calus frontal. Antennes pectinées, de 2+14 artícles. Scape en cupule prolongée par un long bec ventral, pédicelle discoïde. Flagellomères 1 à 13 prolongés ventralement. Prolongements de taille croissante des flagellomères 1 á 4, décroissante de 7 á 13, les processus 12-13 courts (fig. 640). Dernier flagellomére allongé, non prolongé ventralement, tranchant par sa couleur blanc-jaune sur le reste des antennes, qui est brun. Tous les flagellomères avec des macrochétes dorsaux. Prolongations ventrales chacune avec un long macrochéte apical et quelques macrochétes plus courts. Flagellomère 14 avec, en plus des dorsaux, des macrochétes apicaux ventraux, internes et externes. Face étroite, bien sclérifiée, couverte de soies dressées, divisée en deux par un profond sillon sagittal. Clypéus cilié, légérement saillant, dépassant á peine le bord antérieur des yeux. Trompe très courte, dépassant á peine le bord

Source : MNHN, Paris

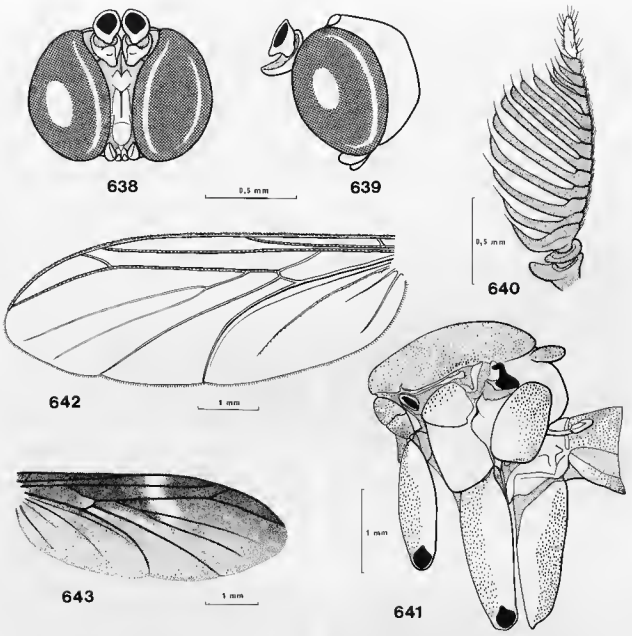


FIG. 638-643. — *Hikanoptilon demoulini* n. gen., n. sp. : 638, tête, vue frontale ; 639, ♂, vue latérale ; 640, antenne, ♂ ; 641, thorax, hanches et segment abdominal I, ♂ ; 642, aile, face dorsale ; 643, ornementation alaire.

ventral des yeux. Hypopharynx petit, en triangle allongé, peu sclérifié. Labelles très petites, sclérifiées et ciliées ventralement, membraneuses dorsalement. Palpes réduits, dressés en avant, dépassant un peu le bord antérieur des yeux, de 1+1 articles. Palpifère bien distinct ventralement, où il porte de longues soies. Palpomère en lamelle ovoïde, sclérifié en dehors et ventralement, et cilié à ce niveau, membraneux en dedans, où il semble porter une grande crypte sensorielle (la tête n'a pas été potassée).

Thorax (fig. 641). — Prothorax très bien développé latéralement mais fortement réduit dorsalement sur la ligne médiane, où il forme comme une entaille en V. Prosternum saillant, longuement cilié sur les côtés, angle postéroventral du proépimère situé au-dessous de la suture anapleurale. Scutum peu bombé, uniformément

Source : MNHN, Paris

couvert de microchètes couchés, courts et serrés, les latéraux et les préscutellaires plus longs. Scutellum grand, semi-circulaire, cilié sur tout le disque, la marge apicale avec de nombreuses soies plus longues ; bande sous-scutellaire petite. Médiotergite élevé, non anguleux, régulièrement arrondi, ne dépassant pas en arrière le niveau de l'apex du scutellum, dépourvu de soies. Pas de soies scabellaires. Pleures : proépisterne de grande taille, longuement pileux. Anépisterne hérissé de longues soies le long de sa marge antérodorsale ; latérotergite portant des macrochètes dressés sur les deux tiers de la face antéroexterne, le tiers antéroventral de cette face étant dénudé. Pas de fissure anépisternale. Suture médiopleurale très fortement sinueuse, fosse médiopleurale très profonde. Épimère très fortement réduit dans sa partie ventrale. Latérotergite très saillant au-dessus du métépisterne, grand axe très oblique. Métépisterne bien plus long que haut.

Pattes. — Hanches longues et massives, les antérieures plus courtes que les II-III, celles-ci subégales (fig. 641). Hanches I ciliées à la face antérieure et à la face externe, sauf à la marge postérieure ; des soies postérieures apicales. Hanches II ciliées sur la face antérieure et sur le tiers antérieur de la face externe. Hanches III ciliées sur les deux tiers de la face externe. Pas de soies postérieures II-III. Fémurs robustes, à pilosité courte et serrée, les soies ventrales plus dressées, et un peu plus longues, que les dorsales. Fémurs I et III sans bande dénudée, au contraire le fémur II avec une très large bande luisante postéroventrale. Tibias minces, régulièrement et faiblement épaissis de la base vers l'apex. Tibia I : microchètes disposés en rangées régulières à la face antérieure, certaines rangées plus serrées, apparaissant noires à faible grossissement ; les deux rangées serrées non marginales encadrant une large bande en grande partie dénudée, ne portant que quelques soies apicales. Face postérieure du tibia I avec les microchètes en rangées régulières toutes semblables, formées de soies espacées. Tibias II-III, sur toutes les faces, avec des rangées régulières de microchètes, dont certaines plus serrées. Tibia I avec un peigne clair bien développé, II avec un grand peigne postérieur noir et trois chètules entre les éperons, III avec deux grands peignes noirs, antérieur et postérieur. Éperons I : 2 : 1. Éperon I dépassant légèrement le double de la largeur apicale de son tibia. Éperon interne II triple de cette largeur, externe pas plus long que cette largeur, interne III triple ; pas d'éperon externe III. Tibia I avec des macrochètes ventraux, II-III avec des ventraux, antéroventraux, antérodorsaux, dorsaux et postérieurs. Tarses longs et minces, les antérieurs filiformes. Protarse I 2,5 fois plus long que le tibia correspondant. Tarses II-III non filiformes, le protarse II à peine plus court que le tibia, le III nettement plus court. Microchètes tarsaux disposés en rangées régulières, certaines plus serrées sur les tarses III. Tarses II-III avec des rangées de macrochètes ventraux. Griffes longues et épaisses, presque aussi longues que le dernier tarsomère, finement serrulées ventralement.

Ailes (fig. 642-643) relativement étroites, courtes, nettement moins longues que l'abdomen, angle anal peu marqué. Coloration brune, la moitié antérieure beaucoup plus sombre et marquée de taches blanches. Membrane dépourvue de macrotriches en dehors du champ anal et de quelques-uns en avant de Cu1b. Costale longue, prolongée jusqu'à l'apex de l'aile, dépassant à peine l'embouchure de R5. Sc courte, n'atteignant pas le milieu de l'aile, se terminant au niveau de l'apex de la fusion radiomédiane. Sc2 réduite à une trace à peine perceptible, proche de la transverse humérale. Rs longue et oblique. R1 longue. R4 présente, longue, oblique, son apex proche de celui de R1. R4+5 et R5 rectilignes, formant un angle prononcé, R5 un peu plus courte que R4+5. Cellule basale grande, divisée en deux par un pli plus coloré mais non sclérifié. Fusion radiomédiane plus courte que le pétiole de la fourche médiane. M1 et M2 interrompues avant la marge de l'aile. Cu1b assez fortement courbée vers l'apex. Cu2 longue et forte. Anale interrompue largement avant l'apex de l'aile.

Ciliation, face dorsale : Sc, R1, R4+5, R5, frm, quelques macrochètes dispersés sur l'anale. Face ventrale : Sc, frm, R4+5, R5.

Abdomen cylindrique aplati, sectionné au segment VII. Un sclérite intercalaire entre les sternites I-II.

Larve, femelle et genitalia mâles inconnus.

Répartition. — Région afrotropicale (Zaïre).

Matériel examiné. — Le seul exemplaire connu, appartenant à l'espèce ci-dessous :

Source : MNHN, Paris

Hikanoptilon demoulini n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 6,5 mm. Longueur du corps de l'extrémité des antennes au segment VII : 12,5 mm. Corps brun-roux. Antennes pectinées, brun-noir, sauf le dernier article d'un blanc argenté. Scutum avec une bande sagittale rousse ; scutellum avec deux taches basales brunes. Pleures jaune-roux taché de brun-noir. Hanches I presque entièrement brun-noir, seulement une petite tache externe subdorsale jaune. Hanches II et III largement tachées de brun à la face externe. Fémurs bruns, tibias et tarses jaunes, ces derniers assombris par la ciliation. Ailes vivement colorées de brun à taches blanches (fig. 643). Balanciers brun-noir, sauf la base du pédicelle, jaune. Abdomen ; segments I à V roux avec une étroite bande apicale brun-noir. Segments VI-VII bruns.

Holotype mâle : Zaïre, Kasaï, Luebo, 1959 (*F. François*). Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles, n° IG 24 452.

GENRE KEROPLATUS BOSC, emend.

Keroplatus Bosc, 1792 : 1. Espèce-type : *Keroplatus tipuloides* Bosc, 1792, par monotypie.
Ceroplatus : FABRICIUS 1798, *auct.*, émend. injust. (FREEMAN, 1951 : 19).

Keroplatus est le premier genre à avoir été décrit, dès 1792, chez les Keroplatidae. Quelques années après, FABRICIUS (1798) a cru bon de transformer le nom donné par BOSC en *Ceroplatus*, suivi en cela par tous les auteurs subséquents jusqu'à ce que FREEMAN (1951) [30] rétablisse l'orthographe originale. RONDANI (1856) a isolé *Platyura lineata* F. dans le genre *Cerotelion*, mais sa démarche semble avoir été ignorée par WINNERTZ (1863) et bien d'autres. Cependant JOHANNSEN (1909) suit RONDANI en plaçant dans *Cerotelion* bon nombre des espèces jusqu'alors classées dans *Keroplatus*. EDWARDS (1913b) ne pense pas que la séparation des deux genres soit justifiée mais suit JOHANNSEN en 1925, comme le font TONNOIR & EDWARDS (1927) et MALLOCH (1928).

Cependant EDWARDS, dans sa révision générique des Keroplatidae (1925), revient à sa position de 1913, reconnaissant toutefois à *Cerotelion* le rang de sous-genre de *Keroplatus*, avec *Heteropterna* Skuse et *Placoceratias* Enderlein, ainsi que deux taxa inédits, *Euceroplatus* et *Mallochinus*. *Keroplatus sensu* EDWARDS est défini par les caractères suivants : face nue, scutum uniformément sétuleux, soies prostigmatiques absentes, métépisterne et médiotergite nus, épérons externes III bien développés, nervures médianes et cubitales nues. Le même auteur ajoute ensuite *Neoceroplatus* à la liste des sous-genres de *Keroplatus* (EDWARDS, 1941b). On notera que la diagnose générale de *Keroplatus* donnée par EDWARDS n'est plus valable, même une fois le taxon émendé. En effet, certaines espèces considérées ici comme appartenant aux *Keroplatus* possèdent des soies prostigmatiques, tandis que d'autres présentent un groupe de soies métépisternales. Enfin, les épérons II-III de l'espèce-type, *K. tipuloides*, sont nettement réduits. Le genre *Keroplatus* dans le sens restreint que j'ai adopté rassemble les *Keroplatini* à antennes aplaties et élargies, mais non pectinées, dernier flagellomère courtement apiculé, dernier palpomère court, R4 se terminant sur R1, latérotergite cilié et microchètes tibiaux disposés en rangées régulières.

La morphologie de *K. tipuloides* a été étudiée en détail dans la première Partie de la présente monographie. La plupart des espèces s'écartent plus ou moins, sur des points divers, de *K. tipuloides*, mais sans qu'il soit possible de définir des groupements intragénériques très tranchés. Je donne donc ici une diagnose du genre conçue sur le même type que celle des autres genres de *Keroplatini* et faisant état des principales variations interspécifiques.

Vingt-quatre espèces de *Keroplatus* étaient énumérées dans le catalogue de ma thèse, réparties dans les régions holarctique, néotropicale, afrotropicale et orientale. Je décris plus loin une espèce australasienne qui m'a été communiquée depuis ; le genre est donc cosmopolite.

30. Et non PLASSMANN (1970), qui ne semble pas avoir eu connaissance du travail de FREEMAN.

Source : MNHN, Paris

Fisher (1941) a donné une clé des *Keroplatus* néarctiques tels qu'elle les concevait alors. Les clés des espèces paléarctiques de Landrock (1926) et Stackelberg (1969a) sont dépassées, ainsi que celle des espèces néotropicales publiée par Lane (1958). J'ai révisé récemment les *Keroplatus* néotropicaux et donné une clé de ces espèces (Matile, 1989a) ; on trouvera ci-après une clé des espèces holarctiques. Le présent travail comprend des figures des genitalia des mâles de toutes les espèces connues, que j'ai pu examiner.

♂♀ (habitus ; fig. 644). — *Tête* : yeux grands, occupant au moins les deux tiers de la face latérale de la tête, très légèrement émarginés au-dessus de l'insertion des antennes, pilosité dense.

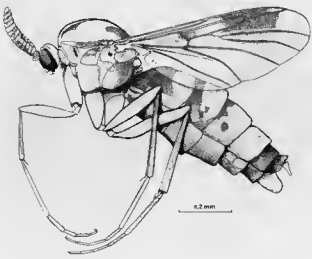


Fig. 644. — *Keroplatus tipuloides* Bosc, femelle, vue latérale.

Occiput à soies très courtes et couchées chez l'espèce-type, un peu plus longues et dressées chez toutes les autres. Le plus souvent trois ocelles situées sur un calus saillant et trilobé, et l'ocelle médian nettement plus petit que les ocelles latéraux, mais non punctiforme. Ocelle médian punctiforme chez *K. striatus* Fisher et *mexicanus* Lane [31], parfois chez *K. townsendi*, minuscule chez *K. papaveroi* Matile. Les espèces néotropicales *K. golbachi* Lane, *fiebrigi* Edwards, *caribai* Lane, *trinidadensis* Matile et *ornativentris* Matile, ainsi que l'australasienne, *K. tergatus* n. sp., ne possèdent que deux ocelles, ainsi que deux des espèces afrotropicales, *K. heimi* Matile et une femelle inédite du Zaïre. Les ocelles latéraux sont éloignés de la marge oculaire par au moins le double de leur propre diamètre chez *K. tipuloides, heimi, fiebrigi* et l'espèce inédite de l'Inde, 1,5 fois ce diamètre chez *K. tergatus*, près du double chez *K. mexicanus*, par environ leur propre diamètre chez toutes les autres espèces. Front large et nu, soulevé en deux tubercules mousses séparés par un sillon frontal profond, lui-même prolongé en avant par un tubercule frontal allongé jusqu'à la base des antennes.

Antennes de 2+14 articles. Scape grand, prolongé en bas par un bec plus ou moins prononcé, petit ou parfois absent (*K. striatus, ornativentris*) chez les espèces néotropicales. Pédicelle avec un bec ventral plus ou moins développé chez les espèces néotropicales, discoïde chez les autres. Flagelle élargi et aplati, les pédoncules très courts, en position médiane ; dernier flagellomère apiculé (fig. 16b). Des macrochètes flagellaires dorsaux moyens à petits, des ventraux très courts, absents chez *K. striatus, townsendi* et *ornativentris*. Au contraire, chez l'espèce inédite du Zaïre, les macrochètes dorsaux et ventraux sont nettement plus longs que chez les autres *Keroplatus*.

Face relativement étroite, dépourvue de microchètes. Clypéus saillant et plus ou moins cilié, nu chez *K. clausus* seulement. Trompe courte, mais dépassant nettement le bord ventral des yeux. Hypopharynx peu sclérifié. Palpes formés d'un palpifère peu distinct, sauf en arrière (observé seulement chez *K. tipuloides* et *reaumurii*) et de deux palpomères, le premier très petit, le suivant dressé en avant, allongé chez la plupart des espèces. Il atteint la longueur de la face et du clypéus ensemble chez *K. clausus, dispar, mexicanus, nipponicus, reaumurii, striatus, tergatus* et *testaceus* ; plus long que le clypéus, mais n'atteignant pas la longueur face + clypéus chez *K. carbonarius, fuscomaculatus, ornativentris* et *townsendi*. Palpomère 2 de la taille du clypéus chez les autres espèces, sauf chez *K. tipuloides*, où il est plus court que la trompe ; chez cette espèce, il porte un profond sensorium apical.

Thorax massif, peu arqué. Prothorax relativement bien développé, mais fortement rétréci sur la ligne médiane, dorsalement. Prosternum sail-

31. Lane attribue deux ocelles seulement à cette espèce ; j'ai pu examiner son holotype : il s'agit d'un exemplaire sale, qui a révélé un ocelle médian après nettoyage au liquide de Barber.

Source : MNHN, Paris

lant, cilié seulement latéralement chez *K. tipuloides* et *biformis* Okada, les soies plus uniformément dispersées, ou couvrant tout le disque, chez les autres espèces. Scutum à pilosité plus ou moins rase et couchée, les soies latérales plus longues et plus serrées, particulièrement au niveau de la base de l'aile. Scutellum grand, triangulaire à angles arrondis, le disque pileux ou les côtés plus ou moins largement dénudés. Des soies marginales plus longues que les discales. Médiotergite nu, fortement anguleux à l'apex, mais ne dépassant pas en arrière le niveau de la marge scutellaire. Pas de soies scabellaires. Aire membraneuse sous-scutellaire réduite à une bandelette transversale plus ou moins élargie en pointe sur la ligne médiane. Pleures : anépisterne cilié le long du bord dorsal, le nombre de cils variable, parfois d'un individu à l'autre (un seul chez un exemplaire de *K. dispar*) ; une fissure anépisternale courte et large. Quelques cils minuscules ont été repérés sur le mésokatépisterne d'un exemplaire unique de *K. tipuloides* ; il s'agit sans doute d'une aberration que j'ai cependant figurée (fig. 27) tellement cet emplacement est inhabituel chez les Keroplatidae [32]. Latérotergite très grand, très fortement saillant, recouvrant largement la base des balanciers et le métépisterne ; grand axe fortement oblique, une longue pilosité, plus ou moins serrée, sur environ la moitié dorsale, débordant ventralement vers la marge postérieure. *K. carbonarius, militaris, terminalis* et *tergatus* possèdent en plus de la fine pilosité normale entourant le stigmate antérieur des soies sombres et dressées, plus épaisses, antérieures et postérieures. Le métépisterne porte un groupe de petites soies noires serrées, plus ou moins nombreuses, chez les espèces néotropicales ainsi que chez deux des espèces afrotropicales : *K. heimi* et l'espèce inédite du Zaïre ; chez *K. fuscomaculatus*, ce groupe est formé de soies claires. *K. tergatus* ne porte qu'une seule soie métépisternale, longue et noire. Mésépimère fortement rétréci ventralement. Suture médiopleurale verticale, anguleuse au niveau d'une fosse médiopleurale peu marquée.

Pattes : Chez *K. tipuloides*, hanches courtes et massives, les III pas plus longues que le grand axe des latérotergites ; chez les autres espèces, hanches plus longues comme chez les autres *Keroplatini*. Hanches subégales entre elles, I et II ciliées sur toute leur surface sauf la face postéroexterne. Hanches III ciliées sur environ les deux tiers de la face externe. Des soies postérieures apicales aux hanches II-III. Fémurs longs et épais, à soies courtes, serrées et couchées, les ventrales pas plus longues, ou à peine plus longues, que les dorsales. Des bandes dénudées postérieures aux trois fémurs chez *K. militaris, fuscomaculatus* et l'espèce indienne ; des bandes aux fémurs II-III chez *K. terminalis, nipponicus, townsendi, ornativentris, papaveroi, fiebrigi, biformis, carbonarius* et l'espèce du Zaïre. Chez *K. carbonarius*, la bande fémorale II est nettement plus étroite que la III, tandis qu'au contraire, chez *K. fiebrigi*, la bande II est très large et la III réduite. Chez *K. dispar, reaumurii, testaceus tergatus* et *heimi*, seuls les fémurs II portent une bande dénudée distincte. Chez *K. tipuloides* et les autres espèces, les fémurs sont dépourvus de bandes dénudées.

Tibias régulièrement épaissis de la base vers l'apex. Microchètes disposés en rangées régulières dont certaines sont formées de soies plus serrées et plus épaisses, formant des lignes noires paraissant continues à faible grossissement, alternant avec des lignes à microchètes plus dispersés (fig. 52). Éperons 1 : 2 : 2. Éperon I un peu plus long que la largeur apicale du tibia, atteignant le double de cette largeur dans le groupe *testaceus*. Éperons internes II-III environ doubles de la largeur tibiale, 2,5 fois cette largeur chez le groupe *testaceus* ainsi que chez *K. militaris* et *terminalis*, 3 fois chez *K. tergatus*. Éperons externes II-III atteignant la largeur tibiale ou un peu plus, sauf chez l'espèce-type, où ils sont bien plus courts. Tibia I avec un peigne antérieur hyalin, peu visible. Tibia II avec un peigne postérieur bien développé et quelques soies entre les éperons. Tibia III avec le jeu complet de trois peignes, antérieur, postérieur et inter-éperons. Tibia I dépourvu de macrochètes. Tibias II et III avec une rangée postérieure de soies chez toutes les espèces, sa longueur variable. Des soies ventrales chez *K. tipuloides, biformis, clausus* et *rufus*, absentes chez les autres. En outre, quelques soies antérieures chez *K. clausus, militaris, terminalis, biformis, tergatus* et *heimi*.

Tarses relativement courts. Protarse I un peu

32. Le mésokatépisterne porte de nombreuses soies le long de la marge postérieure dans le groupe de « *Platyura* » *anomala* Lane (*Orfeliini*).

Source : MNHN, Paris

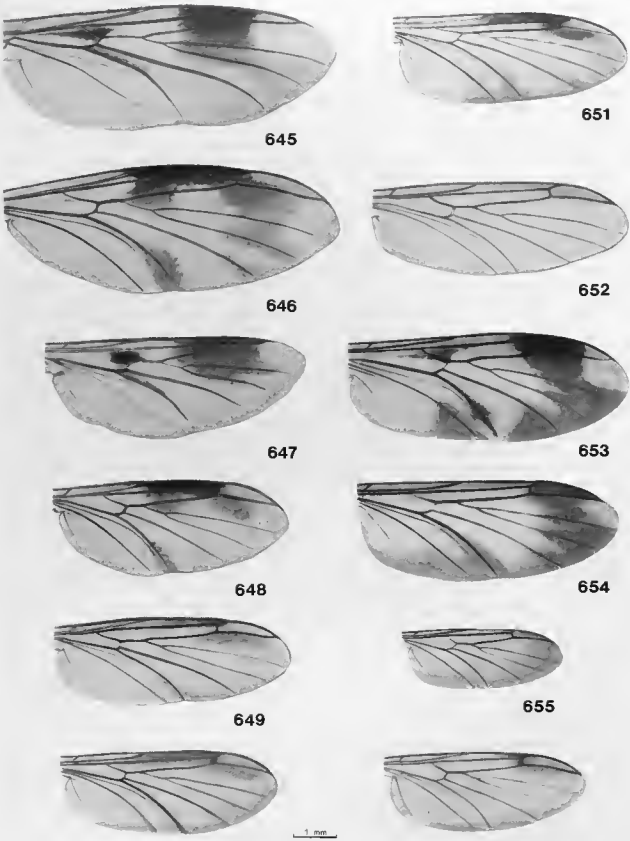


FIG. 645-656. — Ornementation alaire des *Keroplatus* holarctiques : 645, *K. tipuloides* Bosc, ♀ (holotype) ; 646, *K. biformis* Okada, ♀ (paralectotype) ; 647, *K. tipuloides*, ♂ (lectotype de *sesioides* Wahlb.) ; 648, *K. biformis*, ♂ (lectotype) ; 649, *K. r. reaumurii* Duf., ♂ (néotype) ; 650, *K. testaceus* Dalm., ♂ (lectotype) ; 651, *K. altspar* Duf., ♂ (néotype) ; 652, *K. nipponicus* Okada, ♂ (paratype) ; 653, *K. carbonarius* Bosc, ♀ (holotype) ; 654, *K. terminalis* Coq., ♂ ; 655, *K. militaris* Joh., ♂ ; 656, *K. clausus* Coq., ♂. Fig. 645-649, 652, d'après Matile (1986c).

Source : MNHN, Paris

plus long que le tibia chez l'espèce-type ainsi que *K. carbonarius, fiebrigi, townsendi, papaveroi* et *ornativentris*, de 1,5 fois cette longueur à un peu moins du double chez les autres espèces, sauf chez l'espèce indienne, le double, et *K. tergatus*, un peu plus du double. Tous les tarsomères à microchètes disposés en rangées régulières, les tarsomères 1-4 montrant la même disposition de rangées alternées que les tibias. Protarses II et III avec deux rangées régulières de macrochètes ventraux. Griffes fortes, larges, fortement spinuleuses chez les mâles (sauf chez *K. tergatus*), un peu moins développées chez les femelles.

Ailes larges, aussi longues ou un peu plus courtes que l'abdomen, plus ou moins vivement colorées, notamment chez *K. biformis, carbonarius* et *tipuloides* où se mélangent le jaune, le brun et le blanc hyalin (fig. 645-648, 653). De fortes taches brunes chez les espèces néotropicales du groupe *caribai*, les autres espèces à ailes plus ou moins fortement enfumées à la marge antérieure et à l'apex, parfois sur Cu1b, sans taches sombres à contours nets (*cf.* fig. 649-652, 654-656) ; ailes hyalines chez *K. tergatus*. Des macrotriches dressés sur la membrane dans le champ anal, entre An et Cu2, et quelques-uns entre Cu1b et M4, ces derniers disparaissant chez quelques espèces. Costale se terminant près de l'apex de l'aile, mais fortement raccourcie chez l'espèce-type. Sous-costale longue, se terminant nettement après le niveau de l'apex de la fusion radiomédiane chez l'espèce inédite de l'Inde, un peu après ce niveau chez *K. tipuloides, biformis, dispar, testaceus, terminalis, mexicanus, rufus*, à ce niveau (*reaumurii, nipponicus, townsendi, papaveroi, fiebrigi, ornativentris, trinidadensis, striatus, caribai, clausus, fuscomaculatus*, espèce du Zaïre), ou rarement au niveau du milieu (chez *K. carbonarius, militaris* et *tergatus*), au niveau de la base seulement chez *K. golbachi*. Sc2 présente, courte, très proche de la transverse humérale. R1 longue, formant un angle au niveau de l'embouchure de R4, celle-ci verticale, le plus souvent très courte, se terminant sur R1. De même, R4+5 et R5 formant un angle aigu plus ou moins prononcé. Fusion radiomédiane un peu plus courte, égale ou un peu plus longue que le pétiole de la fourche médiane, nettement plus longue chez *K. reaumurii* et *clausus* (plus de 1,7 fois), 2,5 fois plus longue chez l'espèce-type. Cellule basale dépourvue de trace d'une nervure longitudinale. M1, M2 et M4 interrompues plus ou moins largement avant la marge de l'aile, mais Cu1b atteignant toujours la marge, ou seulement interrompue très peu avant. Cu1b peu courbée, Cu2 moyennement longue. Anale resque complète, effacée un peu avant la marge.

Ciliation, face dorsale : C, R1, R4+5 et R5. Anale ciliée sur presque toute sa longueur chez l'espèce zaïroise, à soies dispersées et peu distinctes chez les autres espèces, sauf *K. clausus, militaris, biformis, mexicanus, ornativentris, caribai, trinidadensis, striatus, townsendi, tergatus* et *fuscomaculatus*, où elle est nue. Face ventrale : toutes les nervures dénudées, sauf la costale.

Abdomen, chez l'espèce-type, court et massif, ovale, les segments II-IV particulièrement développés. Chez les autres espèces, abdomen plus ou moins cylindrique chez les mâles, fusiforme chez les femelles. Mâle : sept segments visibles, ainsi que l'apex du VIII, avant les genitalia ; pas de sclérite intercalaire. Femelle : segment VIII dissimulé sous le VII.

Genitalia mâles. — Hypopyge obligatoirement inversé, la rotation comprise entre 90° et 180°. Sternite IX absent ou fusionné. Cerques bien développés, ciliés sur toute leur face externe. Hypoprocte membraneux. Gonocoxopodites entièrement fusionnés ventralement, largement rebordés dorsalement, où les deux faces émettent chacune un bras sclérifié, les deux bras réunis en pont sur la ligne médiane. Gonostyles de forte taille, à insertion latérale. Phallosome volumineux, mais non prolongé en avant dans le préabdomen. Apodèmes et distiphallus bien sclérifiés.

K. tipuloides : tergite IX nettement plus large que long, laissant largement dépasser en arrière la face dorsale des gonocoxopodites (fig. 81, 671). Jonction ventrale des gonocoxopodites marquée par un sillon sagittal (fig. 80). Bras gonocoxaux dorsaux fusionnés à un processus médian de la marge apicale pour former un tubercule médian massif (fig. 80, 657). Gonostyles en forme d'entonnoir dont le bord dorsal est prolongé en bec (fig. 85, 659), marge interne ventrale avec des soies spiniformes plus fortes que le reste de la pilosité. *K. rufus* se rapproche du plan de l'espèce-type, mais le sillon gonocoxal est effacé et le bec gonostylaire ventral est absent (fig. 715).

K. testaceus, dispar, reaumurii, nipponicus, biformis, clausus, carbonarius, terminalis (fig. 658, 660-670, 672-676, 682-693) : tergite IX long et

Source : MNHN, Paris

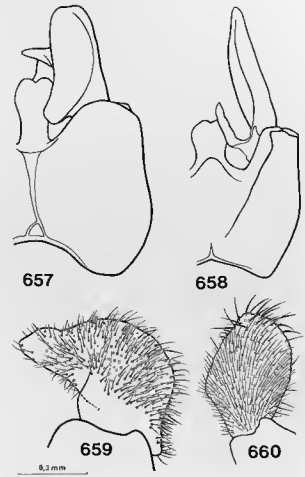


FIG. 657-660. — Genitalia mâles des *Keroplatus* paléarctiques : 657, *K. tipuloides* Bosc, hypopyge, vue ventrale (ciliation non représentée) ; 658, *K. biformis* Okada, d° ; 659, *K. tipuloides*, gonostyle, vue latérale ; 660, *K. biformis* Okada, d°.
Fig. 659-660 d'après Matile (1986c).

étroit, laissant libre presque toute la face dorsale des gonocoxopodites, mais plus large chez *K. carbonarius* et *terminalis* (fig. 690-691). Gonocoxopodites séparés ventralement par une dépression sans sillon marqué, cette dépression particulièrement large et profonde chez *K. biformis*, où le processus médian est de type *tipuloides*. Un processus gonocoxal médian plus ou moins développé (réduit, sub-horizontal chez *K. carbonarius*). Gonostyles de même type que chez *K. tipuloides*, foliacés, mais avec un bec ventral comme chez *K. rufus* (fig. 662, 664, 666-667, 670, 683, 685, 687).

K. tergatus : tergite IX très profondément échancré (fig. 723), gonostyles comme dans le groupe précédent (fig. 722).

K. fiebrigi et *golbachi* : tergite IX transverse comme chez *tipuloides*, mais nettement échancré á l'apex, pas de processus médian, gonostyles comme dans le groupe *testaceus* (fig. 707-708).

K. militaris : tergite IX bien développé, subquadrangulaire (fig. 692), recouvrant complétement la face dorsale des gonocoxopodites, ceux-ci séparés ventralement par un profond sillon sagittal. Processus gonocoxal médian reporté trés en avant á l'intérieur de l'hypopyge, invisible ventralement entre les gonostyles, ceux-ci particuliérement allongés mais du même type que chez les espéces précédentes (fig. 688-689).

K. townsendi, caribai, papaveroi, ornativentris, striatus, trinidadensis : tergite IX plus ou moins trapézoïdal, profondément encoché á l'apex pour le logement des cerques (fig. 709-714). Face dorsale des gonocoxopodites largement découverte latéralement. Processus des faces dorsales reliés á l'apex á un pont médian émanant de la face ventrale, á ce niveau pas de véritable tubercule médian. Gonocoxopodites non distinctement séparés ventralement chez *K. townsendi* (fig. 700) ou au contraire une dépression sagittale plus ou moins profonde et un sillon sagittal toujours incomplet (fig. 694-695, 698-699, 701). Gonostyles en forme de longue lamelle étroite, dépourvue de bec ventral, mais un lobe interne articulé, fortement spinuleux, atteignant au moins la moitié de la longueur des gonostyles. Phallosome allongé, aussi long ou plus long que le tergite IX, distiphallus fortement sclérifié á l'apex et le long des bords latéraux dorsalement, le long de la ligne médiane ventralement (fig. 702-706).

K. fuscomaculatus : tergite IX et gonocoxopodites comme chez les espéces précédentes, mais les gonostyles comme chez le groupe *testaceus*, c'est-à-dire un bec ventral, pas de lobe interne spinuleux. Pas de processus gonocoxal médian (fig. 717).

K. heimi : tergite IX quadrangulaire, bord apical á peine excavé, marge basale profondément échancrée (fig. 721), face dorsale des gonocoxopodites dépassant le tergite sur toute sa moitié apicale. Cerques grands, prolongés par un processus long et mince, courbé, fortement sclérifié (fig. 719-721). Gonocoxopodites séparés par une dépression sagittale large et profonde ; un fort processus médian relié à la face ventrale du phallosome. Gonostyles trés sclérifiés, profondément bilobés. Lobe dorsal prolongé par un bec denticulé (fig. 719-720). Lobe ventral un peu

Source : MNHN, Paris

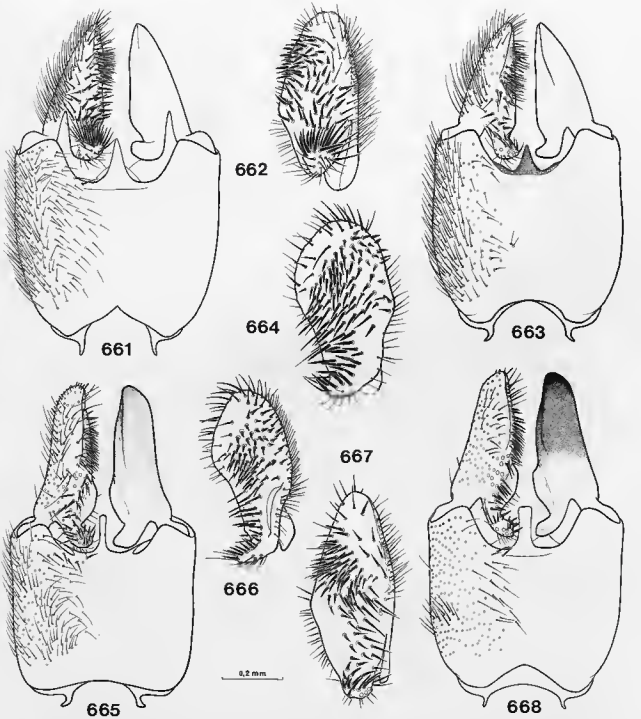
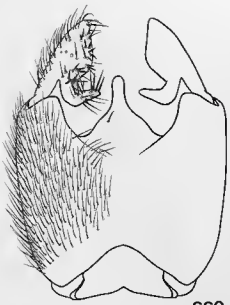
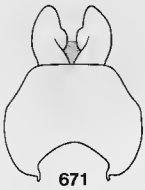
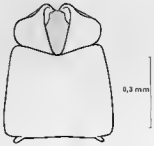


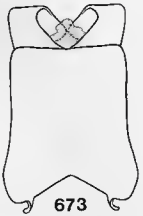
FIG. 661-668. — Genitalia mâles des *Keroplatus* paléarctiques : 661, *K. testaceus* Dalm., hypopyge, vue ventrale (lectotype) ; 662, d°, gonostyle, vue interne ; 663, *K. dispar* Duf., hypopyge, vue ventrale (néotype) ; 664, d°, gonostyle, vue interne ; 665, *K. r. reaumurii* Duf., hypopyge, vue ventrale (néotype) ; 666, d°, gonostyle, vue interne ; 667, *K. r. pentophthalmus* Gigl. Tos (néallotype), gonostyle, vue interne ; 668, d°, hypopyge, vue ventrale.
D'après Matile (1986c).

Source : MNHN, Paris









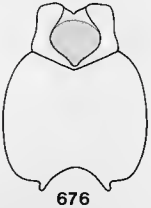


FIG. 669-676. — 669-670, *Keroplatus nipponicus*, genitalia mâles (paratype) : 669, hypopyge, vue ventrale ; 670, d°, gonostyle, vue interne. 671-676, tergite IX et proctigère des mâles des *Keroplatus* paléarctiques (ciliation non représentée) : 671, *K. tipuloides* Bosc ; 672, *K. biformis* Okada (lectotype) ; 673, *K. testaceus* Dalm. (lectotype) ; 674, *K. dispar* Duf. (néotype) ; 675, *K. r. reaumurii* Duf. (néotype) ; 676, *K. nipponicus* Okada (paratype).
Fig. 669-670 d'après Matile (1986c).

Source : MNHN, Paris

plus court que le dorsal, à soies marginales spiniformes. Phallosome bien développé, distiphallus entièrement sclérifié dorsalement, basiphallus dépassant légèrement le synsclérite.

Genitalia femelles (espèce-type et groupe *testaceus*). — Au repos, toutes les pièces génitales invaginées dans le segment VII, dont ne dépasse que l'extrémité des cerques. Tergite VIII membraneux au centre. Sternite VIII grand, entièrement divisé en deux, largement rebordé de chaque côté dorsalement. Tergite IX entièrement membraneux, sternite IX bien sclérifié, dénudé, en forme de U. Tergite X bien développé, cilié, mais membraneux sur la ligne médiane, sternite X réduit et peu sclérifié (pour tous ces organes, voir fig. 99-103). Cerques uniarticulés, petits (*K. tipuloides*) ou très petits (*K. militaris*), plus grands dans le groupe *testaceus* et chez l'espèce zaïroise. Chez *K. mexicanus*, les cerques sont très allongés et le tergite VIII est prolongé de chaque côté par un court processus.

Nymphe. — La nymphe de *K. tipuloides* est décrite dans la partie morphologique de ce travail et illustrée figures 116 à 121. On connaît encore celle de *K. testaceus*, qui a fait l'objet d'une description de PLACHTER (1979c). Elle est peu différente de celle de *K. tipuloides*. La coloration d'ensemble est violette, les yeux imaginaux des jeunes nymphes sont pourpres, ils passent ensuite au noir. Les palpothèques sont plus longues que chez *K. tipuloides* (ce qui est normal puisque les palpes sont plus longs chez l'imago), la partie la plus haute du scutum se situe à un niveau un peu inférieur à celui du vertex, les stigmates prothoraciques ne portent que quatre orifices, enfin les pédothèques se recouvrent légèrement le long du bord interne.

Larve IV. — Comme pour l'imago, je donne ici une diagnose de ce stade conçue sur le même modèle que pour les autres larves de *Keroplatini* et faisant état des différences entre *K. tipuloides*, décrit en détail dans la première partie, et les autres larves connues de *Keroplatus*.

Larve aplatie dorsoventralement, de taille grande à très grande (*K. carbonarius* : près de 45 mm selon BOSC, 1803 ; *K. testaceus* : 40 mm d'après PLACHTER, 1979b ; *K. tipuloides* : 35 mm ; *K. reaumurii* : 27 mm ; *K. heimi* : au moins 15 mm).

FIG. 677-681. — Cerques des femelles des *Keroplatus* paléarctiques du groupe *testaceus* : 677, *K. testaceus* Dalm. (paralectotype) ; 678, *K. dispar* Duf. ; 679, *K. r. reaumurii* Duf. ; 680, *K. r. pentophthalmus* Gig. Tos (holotype) ; 681, *K. nipponicus* Okada (paratype).
D'après Matile (1986c).

Segments thoraciques lisses, segments abdominaux finement annelés transversalement : « larve de Diptère par sa partie antérieure, annélide par le reste du corps » (DUFOUR, 1839a). Annélation moins distincte sur les segments abdominaux I et IX.

Chez *K. tipuloides*, coloration d'ensemble grisâtre translucide, avec une paire de taches longi-

Source : MNHN, Paris

tudinales noires sur chaque segment thoracique [33]. Segments abdominaux à coloration grise, en pointillé (fig. 179), chaque segment souligné dorsalement par deux paires de taches formées de points plus serrés ; dernier segment translucide (chez la larve 1, abdomen translucide sauf les taches dorsales). Coloration sous-cuticulaire d'ensemble violacée chez *K. reaumurii, testaceus* et *heimi*, grise chez *K. dispar*.

Tête jaune marquée de noir (entièrement noire chez *K. carbonarius* d'après Bosc, mais jaune et noire chez une exuvie que j'ai examinée), quadrangulaire, à peine plus longue que large. Incisures épicraniales étroites et profondes, nettement moins chez *K. heimi* (fig. 729). Gènes s'unissant ventralement par une large zone déséclérifiée, particulièrement bien développée chez *K. heimi* (fig. 730). Pont tentorial large chez *K. tipuloides* (fig. 181), plus étroit chez *K. reaumurii* (fig. 725) et *heimi* (fig. 730). Bras tentoriaux antérieurs très fins.

Clypéofrons : sillon épicranial complètement visible en avant chez *K. tipuloides* et *carbonarius*, effacé chez *testaceus, reaumurii* et *heimi*. Suture clypéolabrale visible seulement sur la ligne médiane. Suture clypéofrontale très distincte chez *K. tipuloides* (fig. 180, 1176) et *carbonarius* (fig. 1177), ou à peine visible (*K. testaceus, reaumurii*, fig. 724 ; *K. heimi*, fig. 729), et dans ce cas non prolongée en arrière par un sillon. Une grande aire coronale transparente chez *K. tipuloides*, plus étroite chez *K. heimi* et *carbonarius*, absente chez *reaumurii*. Gènes fortement convexes, prolongées en arrière par une large zone cuticulaire transparente formant dorsalement un pont postoccipital. Antennes ellipsoïdales, aplaties, très petites, très faiblement encochées pour le logement des sensilles. Un phragme dorsal saillant, un phragme ventral réduit (fig. 191). Stemmates très petits, peu visibles.

Labre : sclérite labral déséclérifié sur la ligne médiane. Lobe labral transparent, bien délimité, hérissé de fines digitations, portant une paire de sensilles subdorsales et deux paires de latérales, ainsi qu'une paire de volumineuses sensilles apicales. Pas de lobes labraux latéraux (*K. tipuloides, carbonarius*) ou ceux-ci très réduits (*K. reaumurii, testaceus, heimi*). Épipharynx à spinules courts. Tormae fortement sclérifiées, deux dents prémandibulaires seulement, une seule, forte, chez *K. carbonarius*.

Maxilles : cardo transverse, bien séparé de l'autre sur la ligne médiane, portant trois soies sensorielles fines et longues et, chez *K. reaumurii, carbonarius* et *heimi*, un pore satellite de la soie la plus interne (fig. 725, 730). Palpifère en grande partie membraneux. Zone sensorielle portant des sensilles normales auxquelles s'ajoutent des sensilles en baguette, en tubercule et ovales ; une zone externe mamelonnée (fig. 726, 733) chez toutes les espèces sauf *K. tipuloides* (fig. 186). Palpe prolongé à l'apex par une épine transparente (*K. tipuloides*) ou plusieurs (*K. reaumurii, testaceus, carbonarius, heimi*). Galéolacinia avec une quinzaine de dents apicales internes subégales. Deux sensilles dorsales, ventralement une longue soie et un ou deux pores apicaux.

Mandibules : processus hypocondylien court et obtus. Face ventrale avec une large zone crénelée et deux aires hyalines circulaires, une troisième sur la face latérale. Face dorsale avec une forte dent subapicale. Prostheca réduite à quelques petites soies (*K. tipuloides*, fig. 189), ou à un bouquet de soies courtes (*K. testaceus, reaumurii*, fig. 727 ; *carbonarius*), ou encore de soies très courtes et de plus longues, ces dernières digitées à l'apex (*K. heimi*, fig. 732).

Cadre hypopharyngien en anneau mince. Sclérite hypopharyngien divisé en un pont antérodorsal et un pont postéroventral (fig. 193-196). Sclérite prélabial en U épais à la base, celle-ci prolongée latéralement par deux petites apophyses triangulaires.

Thorax : segments rectangulaires, lisses, de taille croissante du 1 au III, portant des rangées transversales d'épines minuscules disposées en peignes plus ou moins réguliers, ainsi que des zones écailleuses. Stigmate prothoracique simple, obturé par un disque portant quelques minuscules orifices chez *K. tipuloides* (fig. 223), ouvert chez *K. testaceus* et *reaumurii*, la lumière circulaire chez le premier, sinueuse chez le second (fig. 228).

Abdomen de neuf segments finement annelés, le dernier portant deux lobes latéraux auri-

33. DUFOUR (1839a) figure quatre segments translucides marqués de noir sur sa larve de *K. tipuloides* ; le premier n'est autre que la membrane collaire, sous laquelle sont visibles les fortes taches noires entourant les incisions postérieures de la capsule céphalique rétractée.

Source : MNHN, Paris

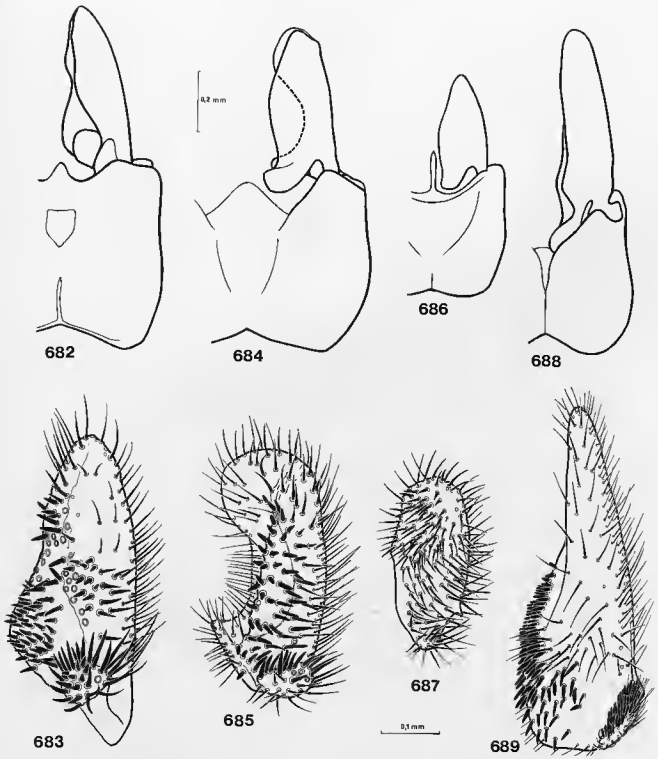


FIG. 682-689. — Genitalia mâles des *Keroplatus* néarctiques : 682, *K. carbonarius* Bosc, hypopyge, vue ventrale ; 683, d°, gonostyle, vue interne ; 684, *K. terminalis* Coq., hypopyge, vue ventrale ; 685, d°, gonostyle, vue interne ; 686, *K. clausus* Coq., hypopyge, vue ventrale ; 687, d°, gonostyle, vue interne ; 688, *K. militaris* Joh., hypopyge, vue ventrale ; 689, d°, gonostyle, vue interne.
Ciliation non représentée sur les fig. 682, 684, 686 et 688.

Source : MNHN, Paris

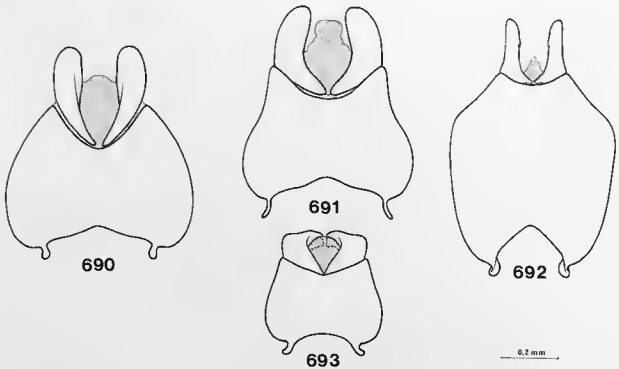


FIG. 690-693. — Tergite IX et cerques des mâles des *Keroplatus* néarctiques (ciliation non représentée) : 690, *K. terminalis* Coq. ; 691, *K. carbonarius* Bosc ; 692, *K. militaris* Joh. ; 693, *K. clausus* Coq.

culaires et deux lobes péri-anaux plus courts (fig. 247), en truelle. Ventralement, des zones transversales d'épines et d'écailles. Stigmates abdominaux apparemment obturés.

Biologie. — Grâce au beau travail de SANTINI (1982), nous connaissons maintenant particulièrement bien la biologie de *K. tipuloides*. Je résume ci-dessous ses observations sur cette espèce, strictement inféodée au Polypore *Fomes fomentarius* (L. ex Fr.) Fr. Elles ont été effectuées dans une chênaie mésophile à *Quercus robur* des environs de Pise. *K. tipuloides* y montre quatre générations par an, l'hivernation se faisant au stade de l'œuf, sous le champignon-hôte ou à proximité [34]. La ponte compte de 110 à 400 œufs. Les œufs fécondés sont d'abord d'un blanc crème, puis acquièrent en quelques heures une coloration d'un noir intense. La période d'incubation est de sept à huit jours, sauf pour les œufs hivernants qui, pondus en automne, éclosent au bout de 120 à 140 jours.

Les larves néonates éclosent en deux jours maximum et mesurent environ deux millimètres ; elles sont grégaires et le resteront pendant tous les stades suivants. Dès le début de leur vie, elles émettent une grande quantité de substance muqueuse, d'abord claire, puis opaque, formée de 85 % de protéines dont 5,31 % d'acide aspartique et 5,21 % d'alanine (PELOSI *in* SANTINI, 1982). Ces émissions muqueuses forment une toile confuse tissée entre la face inférieure du Polypore et le substrat, formant une sorte de demi-entonnoir dans lequel vit la colonie larvaire, tous stades mélangés. Ce réseau retient une grande quantité de spores, dont les larves se nourrissent car elles ne s'attaquent jamais aux tissus mêmes du carpophore. SANTINI note bien quelques cas de nécrophagie (larves mortes) et de zoophagie (nymphes) au sein même de la colonie ; ils restent exceptionnels et la toile, contrairement à celle d'autres Keroplatidae, n'est pas toxique pour les petits Invertébrés qui viennent à

34. J'ai pu contrôler une partie de ces observations sur les populations larvaires de Fontainebleau, découvertes en 1982. Il semble qu'il n'y ait pas plus de trois générations annuelles dans cette forêt.

Source : MNHN, Paris

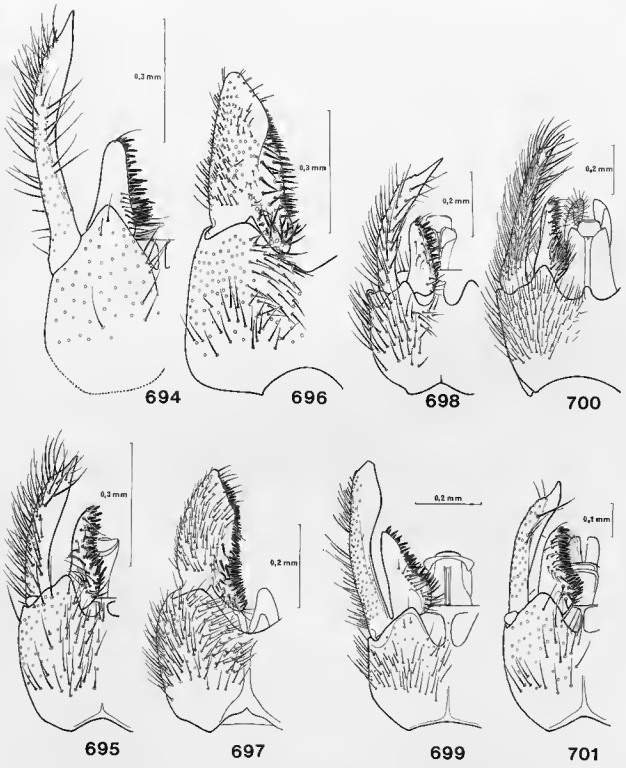


FIG. 694-701. — Hypopyge mâle des *Keroplatus* néotropicaux, vue ventrale (holotypes, sauf 697, lectotype) : 694, *K. caribai* Lane ; 695, *K. striatus* Fish. ; 696, *K. golbachi* Lane ; 697, *K. fiebrigi* Edw. ; 698, *K. papaveroi* Mat. ; 699, *K. ornativentris* Mat. ; 700, *K. townsendi* Lane ; 701, *K. trinidadensis* Mat.
D'après Matile (1989a).

Source : MNHN, Paris

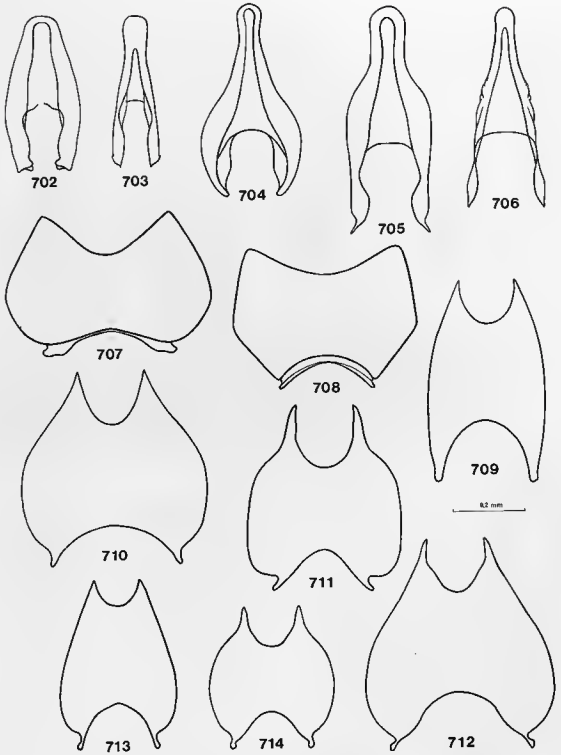


FIG. 702-714. — Genitalia mâles des *Keroplatus* néotropicaux (holotypes, sauf 704, paratype, et 707, lectotype) : 702, *K. trinidadensis* Mat., sclérification dorsale du phallosome ; 703, *K. papaveroi* Mat., d° ; 704, *K. striatus* Fish., d° ; 705, *K. ornativentris* Mat., d° ; 706, *K. townsendi* Lane, d° ; 707, *K. fiebrigi* Edw., tergite IX (ciliation non représentée) ; 708, *K. golbachi* Lane, d° ; 709, *K. caribai* Lane, d° ; 710, *K. ornativentris* Mat., d° ; 711, *K. striatus* Fish., d° ; 712, *K. townsendi* Lane, d° ; 713, *K. trinidadensis* Mat., d° ; 714, *K. papaveroi* Mat., d°.
D'après Matile (1989a).

Source : MNHN, Paris

la parcourir. Particulièrement hygrophiles et lucifuges, les larves sont inactives pendant les heures d'illumination maximale, où elles se dissimulent à proximité du champignon-hôte dans des microbiotopes obscurs et humides : anfractuosités des troncs d'arbre, litière forestière[35]. Leur activité est d'ailleurs principalement nocturne et ne se poursuit le jour qu'en ambiance particulièrement sombre, le ciel couvert.

Les larves au dernier stade émettent de façon continue une luminosité blanc-bleuâtre extrêmement faible. Les nymphes et les adultes fraîchement éclos sont également lumineux. KATO (1953) a montré que la luminescence des *Keroplatus* japonais provenait de cellules particulières du corps gras, contenant de nombreux granules lumineux de tailles variées. Il en va de même chez *K. tipuloides* (et *K. reaumurii*), comme l'ont montré BACETTI, CROVETTI & SANTINI (1987). Ces granules disparaissent chez l'imago, et sont absents chez les larves, non luminescentes, de *Cerotelion lineatum*. Il semble que l'émission lumineuse des larves de *K. tipuloides* soit plus faible durant la journée et qu'il existe donc un rythme nycthéméral.

En conditions optimales de température, d'humidité et de nourriture, la larve atteint la maturité en un mois environ. La nymphose n'a lieu que rarement à proximité du *Fomes*. Au contraire, les larves cherchent un site favorable qui peut s'en trouver éloigné de sept à huit mètres. Il s'agit d'anfractuosités du tronc portant l'hôte, ou encore les larves vont se dissimuler sous une branche tombée ou une souche à proximité. Cette migration s'effectue dans les premières heures de la matinée. Le cocon, construit en 24 heures, est soyeux, semi-transparent et cylindrique ; il mesure de 12 à 15 mm. Son extrémité postérieure est constituée d'un opercule aplati, recouvert d'un délicat réseau en coupole, à trame lâche, qui se désagrège avant l'éclosion. L'ensemble est amarré au substrat par des filaments latéraux parsemés de nombreuses gouttelettes translucides. La nymphe est maintenue à l'intérieur du cocon par des filaments très fins qui la relient aux parois. La nymphose dure de cinq jours à une semaine. L'imago demeure cependant quiescent encore trois ou quatre jours à l'intérieur du cocon. Une fois éclos, il est pratiquement prêt à s'accoupler.

Les imagos sont crépusculaires ou nocturnes, ce qui explique la rareté des captures. Le mâle vit au plus une semaine, la femelle de 10 à 12 jours. Cette dernière est plus ou moins mimétique des guêpes du genre *Polistes*, mimétisme accentué par l'attitude qu'elle prend en vol, les pattes écartées et pendantes, en même temps qu'elle émet un fort bourdonnement continu ressemblant tout à fait à celui que les Hyménoptères Aculéates produisent en vol. Pendant les heures maximum d'éclairement, les adultes demeurent immobiles, dissimulés à l'ombre. Ils sont alors suspendus à un support favorable (brindille, branchette) par les pattes antérieures, les autres ramenées le long du corps, les ailes croisées au-dessus de l'abdomen.

L'accouplement se fait au petit matin et ne se poursuit dans la journée que si le ciel est couvert (au laboratoire, en espace restreint, il peut se produire à tout moment). Le mâle est suspendu à la femelle en alignement vertical. L'accouplement dure de 20-30 minutes à 10-18 heures, dans l'immobilité la plus absolue. La femelle est prête à pondre quelques minutes après la rupture de l'accouplement. La ponte, comme ce dernier, a lieu au petit matin, ou encore au crépuscule. Les œufs sont projetés un à un sur l'hyménium du *Fomes*, la femelle se tenant en vol plus ou moins stationnaire à quatre ou cinq centimètres du substrat (ce comportement avait déjà été observé par M^me^ GRASSÉ : P. P. GRASSÉ, comm. pers., et photo p. 550 *in* SÉGUY, 1951).

Les larves de *K. carbonarius* observées par BOSC (1803) « en Caroline » vivent également en colonie. Comme celles de *K. tipuloides*, elles tissent une toile commune dans laquelle elles se réfugient lorsqu'elles sont inquiétées ; cette toile est d'un blanc brillant. Comme l'espèce européenne (et *K. dispar*), les cocons sont le plus souvent placés côte à côte, encore que l'on puisse parfois en trouver d'isolés (BOSC, 1803 ; DUFOUR, 1839a).

Les larves de *K. reaumurii* vivent elles aussi en colonie, tous stades mélangés, quand la taille du substrat le permet ; il n'est cependant pas rare de

35. Je les ai trouvées aussi sous des touffes de mousses et sous les écorces à Fontainebleau. Il semble que dans cette localité des toiles soient ré-utilisées par les générations suivantes. Elles deviennent alors opaques et parcheminées, et dans ce cas les larves y demeurent cachées, même pendant les heures de plus grande luminosité (obs. pers., 1989).

Source : MNHN, Paris

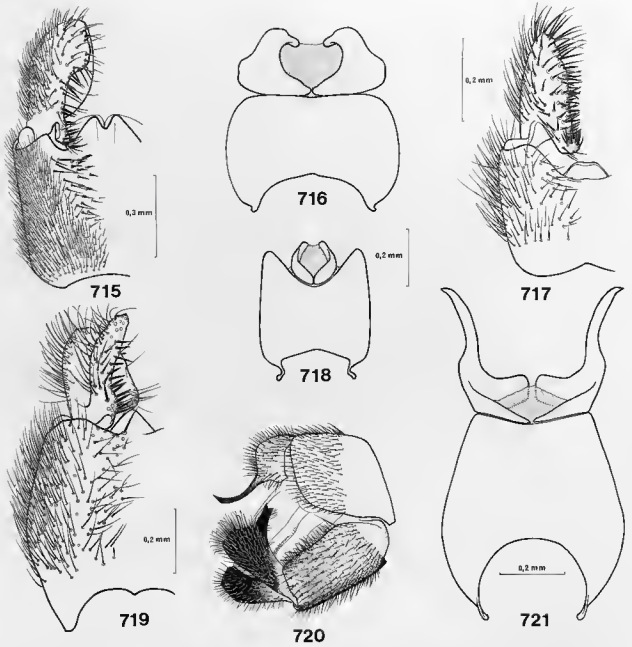


FIG. 715-721. — Genitalia mâles des *Keropiatus* orientaux et afrotropicaux : 715, *K. rufus* de Meij., hypopyge, vue ventrale (holotype) ; 716, ♂, tergite IX et cerques (ciliation non représentée) ; 717, *K. fuscomaculatus* Toll., hypopyge, vue ventrale ; 718, ♂, tergite IX et cerques (ciliation non représentée) ; 719, *K. helmi* Mat., hypopyge, vue ventrale (holotype) ; 720, ♂, vue latérale ; 721, ♂, tergite IX et cerques (ciliation non représentée).
Fig. 720 d'après Matile (1970c).

rencontrer des larves isolées. Elles affectionnent des microbiotopes plus cryptiques : Polypores situés très près du sol, tas de bois coupé abandonnés, et surtout troncs et branches pourris enfoncés dans le sol et envahis de Polypores encroûtants. La toile est du même type que celle de *K. testaceus*, étudiée par PLACHTER (1979a). Celle-ci est constituée d'une piste centrale d'environ deux centimètres de large sur dix de long au maximum, amarrée très près du substrat par des fils très courts parsemés de gouttelettes de sécrétion non toxiques. Chaque larve semble avoir son réseau propre, mais continu avec ceux des autres dans les colonies importantes. Dans ce

Source : MNHN, Paris

dernier cas, la face inférieure d'une souche peut sembler entièrement recouverte d'un film muqueux à reflets irisés. Le cas le plus spectaculaire que j'aie rencontré a été celui d'une souche en voie de décomposition dans une forêt des rives de la Mer Caspienne (Iran, Gorgan, Assalem, en juin) ; elle atteignait près de deux mètres de long et abritait à sa face inférieure des centaines de larves de *K. reaumurii* à tous les stades. Les larves sont normalement sporophages, mais SANTINI (1980) cite des cas isolés de prédation sur de petits Invertébrés.

La nymphose a lieu dans une anfractuosité du substrat même sous lequel s'est développée la larve. Le cocon de *K. reaumurii*, parcheminé, est entouré d'un réseau serré de fils qui jouent sans doute un rôle protecteur (ceux de *K. testaceus* et *dispar* sont semblables). Selon quelques observations inédites faites à Richelieu (Indre-et-Loire), la vie nymphale de *K. reaumurii* est de trois ou quatre jours mais les adultes peuvent demeurer quiescents près de cinq jours dans le cocon qui les abrite ; ceux-ci sont le plus souvent isolés les uns des autres. L'accouplement et la ponte se font suivant des modalités semblables à celles de *K. tipuloides*, y compris la projection des œufs un à un. D'après SANTINI (1982) et BACETTI, CROVETTI & SANTINI (1987), les larves de *K. reaumurii* émettent une très faible luminosité. Elle ne peut être observée que par des personnes dotées d'une très grande acuité de vision nocturne, ou fixée photographiquement.

Les larves de l'espèce centrafricaine *K. heimi* ont la même coloration violacée que celles de *K. reaumurii* et *testaceus* et leur toile est semblable. Je n'ai trouvé que quelques larves rassemblées sous un morceau de bois pourri. Le cocon est blanc-jaunâtre et dissimulé dans une anfractuosité. Les éclosions ont été observées une dizaine de jours après leur construction.

Répartition. — Cosmopolite. Dans la région néotropicale, les *Keroplatus* n'atteignent pas la sous-région chilienne ; dans la région australasienne, ils sont limités (dans l'état actuel des connaissances) à la Papouasie-Nouvelle-Guinée.

Matériel examiné. — Toutes les espèces décrites, y compris leurs types. De plus, les collections du Muséum national d'Histoire naturelle renferment une femelle du Zaïre (Kivu) appartenant à une espèce inédite, et celles du British Museum (Nat. Hist.) un spécimen sans abdomen, de l'Inde du Nord-Ouest, se rapportant également à une espèce nouvelle. Ces exemplaires seront décrits (mais non nommés), à la suite de la clé des espèces holarctiques du genre, que je donne ci-dessous. On notera au sujet de cette clé que les caractères de nervation donnés (longueur

FIG. 722-723. — Genitalia mâles de *Keroplatus tergatus* n. sp. (holotype) ; 722, hypopyge, vue ventrale ; 723, tergite IX et cerques (ciliation non représentée).

Source : MNHN, Paris

de la fusion radiomédiane, de la sous-costale) sont soumis à une certaine variation, tandis que ceux de coloration peuvent être plus ou moins distincts (encore que constants, semble-t-il, dans l'emplacement des zones colorées). L'identification de femelles isolées sera toujours délicate dans le groupe *testaceus*, et les genitalia mâles permettront, dans ce même groupe, des déterminations plus assurées (voir notamment la forme du processus gonocoxal ventral).

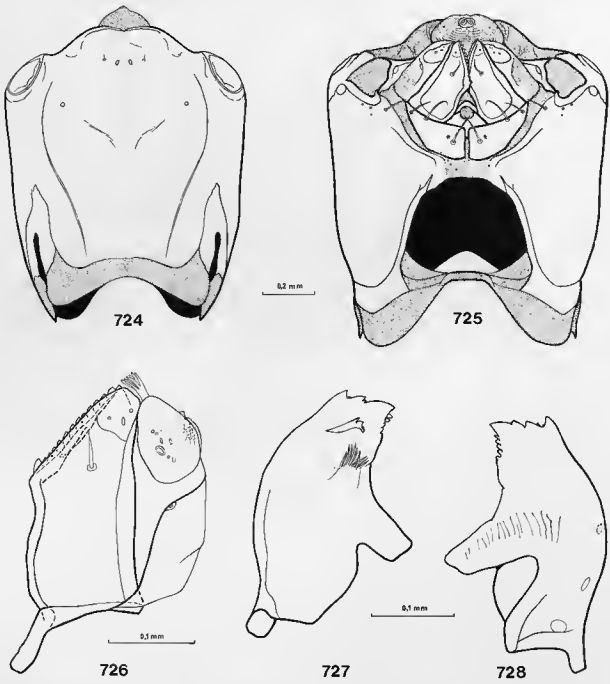


FIG. 724-728. — *Keroplatus r. reaumurii* Duf., tête de la larve IV : 724, vue dorsale ; 725, vue ventrale ; 726, mandibule, d° ; 727, mandibule, vue dorsale ; 728, stipes de la maxille, vue ventrale.

Source : MNHN, Paris

Clé des espèces holarctiques

1. — Ailes vivement colorées de brun et de jaune, plus ou moins largement marquées de blanc à l'apex (fig. 645-648, 653-654) **2**
— Ailes hyalines, plus ou moins enfumées, l'apex sans tache blanche distincte (fig. 649-652, 655-656) **5**

2. — Antennes : les quatre derniers flagellomères jaune blanchâtre, tranchant sur le reste du flagelle, brun. Aile : fig. 653. Hypopyge mâle : fig. 682-683, 691. Est de l'Amérique du Nord ..... ***carbonarius*** Bosc
— Flagelle antennaire uniformément brun **3**

3. — Ailes largement brunies à l'apex et à la marge postérieure, la tache apicale blanche petite (fig. 654). Prosternum cilié sur le disque. Hypopyge mâle : fig. 684-685, 690. Ouest de l'Amérique du Nord ..... ***terminalis*** Coq.
— Apex et marge postérieure de l'aile non enfumés (fig. 645-648). Prosternum avec seulement des cils latéraux **4**

4. — Hanches courtes et massives (fig. 644). Ailes : première cellule radiale (entre Sc et R1) brunie à l'apex seulement ; Cu1b non enfumée à l'apex ; costale se terminant bien avant l'apex de l'aile (fig. 645, 647). Hypopyge mâle : fig. 657, 659, 671. Europe, Moyen-Orient ..... ***tipuloides*** Bosc
— Hanches normales. Première cellule radiale brunie de l'apex de Sc à celui de R1 ; Cu1b distinctement brunie à l'apex ; costale plus longue, mais se terminant cependant avant l'apex (fig. 646, 648). Hypopyge mâle : fig. 658, 660, 672. Japon, Sakhaline ..... ***biformis*** Okada

5. — Ailes : Sc se terminant au niveau de l'apex de la fusion radiomédiane 6
— Sc se terminant vers le niveau du milieu de la fusion radiomédiane ou distinctement après l'apex **9**

6. — Fusion radiomédiane plus courte que le pétiole de la fourche médiane (fig. 650, 652) **7**
— Fusion radiomédiane au moins 1,7 fois plus longue que le pétiole de la fourche médiane (fig. 649, 656) **8**

7. — Cellule radiale apicale entièrement brunie, ainsi que, très faiblement, l'apex de la première radiale, mais tout le reste de l'aile hyalin (fig. 652). Hypopyge mâle : fig. 669-670. Cerque femelle : fig. 681. Japon ..... ***nipponicus*** Okada
— Cellule radiale apicale brunie seulement à la base ; première radiale brunie de l'apex de Sc à celui de R1, reste de l'aile avec d'autres marques brunes (fig. 650). Hypopyge mâle : fig. 661-662, 673. Cerque femelle : fig. 677. Europe ..... ***testaceus*** Dalm.

8. — Ailes : première cellule radiale enfumée seulement à l'apex, et au contraire radiale apicale presque entièrement brunie (fig. 656) ; anale entièrement dénudée. Tibia III avec des soies antérieures et ventrales. Hypopyge mâle : fig. 686-687, 693. Nord-est de l'Amérique du Nord ..... ***clausus*** Coq.

Source : MNHN, Paris

— Première cellule radiale presque entièrement enfumée, et radiale apicale claire (fig. 649) ; anale avec quelques cils dorsaux. Tibia III sans soies antérieures, ni ventrales. Hypopyge mâle : fig. 665-668. Cerque femelle : fig. 679-680. Europe, Moyen-Orient .... ***reaumurii*** Duf.

9. — Sc se terminant vers le niveau du milieu de la fusion radiomédiane, celle-ci deux fois plus longue que le pétiole de la fourche médiane ; apex et marge postérieure largement enfumés (fig. 655). Des soies prostigmatiques sombres et épaisses en plus de la pilosité normale. Fémur III avec une bande dénudée distincte. Hypopyge mâle : fig. 688-689, 692. Est de l'Amérique du Nord ..... ***militaris*** Joh.

— Sc se terminant distinctement après le niveau de l'apex de la fusion radiomédiane ; apex et marge postérieure à peine enfumés (fig. 651) ; pas de soies prostigmatiques. Fémur III sans bande dénudée. Hypopyge mâle : fig. 663-664, 674. Cerque femelle : fig. 678. Europe ..... ***dispar*** Duf.

Keroplatus tergatus n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3,6 mm. Tête : occiput roux, un calus ocellaire non soulevé, noir, cordiforme, nettement délimité. Deux ocelles, écartés de la marge oculaire par environ 1,5 fois leur diamètre. Antennes : scape et pédicelle brun-noir, le scape avec un bec ventral distinct, le pédicelle discoïde. Flagelle uniformément brun-roux, le dernier flagellomère étroitement et distinctement échancré à l'apex, mais sans apicule ; macrochètes dorsaux courts, ventraux très courts. Face et clypéus roux, trompe brun-roux. Palpes roux, dressés, presque aussi longs que la face et le clypéus ensemble.

Thorax : scutum, scutellum et médiotergite uniformément roux. Pleures jaune-roux, le latérotergite plus sombre sur sa partie ciliée. Quelques soies prostigmatiques différenciées ; un seul cil métanépisternal postérieur. Pattes : hanches I rousses, les II-III jaune-roux. Reste des pattes jaune-roux, les tarses assombris par la ciliation. Fémurs II avec une large bande dénudée postéroventrale, très distincte, les autres sans bandes. Éperons noirs, le I atteignant environ 1,5 fois la largeur apicale du tibia, de même que les externes II-III ; internes II-III près du triple de la largeur apicale du tibia. Tibia III avec quelques macrochètes antérieurs en plus des postérieurs. Protarse I atteignant un peu plus du double de la longueur du tibia.

Ailes jaunâtres, sans taches. Costale longue, se terminant presque à l'apex de l'aile, ne dépassant pas l'embouchure de R5. Sc se terminant au niveau du milieu de la fusion radiomédiane, celle-ci aussi longue que le pétiole de la fourche. Balanciers : pédicelle jaune, capitule brun-roux.

Abdomen : tergites brun-roux, jaunis aux incisures ; sternites jaune-roux. Hypopyge (fig. 722-723) roux. Tergite IX en forme de U, très profondément encoché pour le logement du proctigère, qui ne dépasse pas l'apex du tergite (fig. 723). Synsclérite gonocoxal assez profondément encoché ventralement ; un tubercule gonocoxal petit, arrondi à l'apex. Gonostyles du type *testaceus*, le bec ventral prononcé, les fortes épines limitées au tiers apical et à la marge dorsale interne (fig. 722).

Holotype mâle : Nouvelle-Guinée, SE, Milne Bay, 10 m, 03.1965 (sans nom de récolteur) ; Bishop Museum, Honolulu. Cette espèce se distingue de tous les autres *Keroplatus* par l'aile dépourvue de taches, ni même enfumées à la marge antérieure, par la longueur du protarse I, et surtout par la forme très particulière du tergite IX.

Keroplatus sp. (région afrotropicale)

Espèce de grande taille : longueur de l'aile : 9,5 mm. Jaune marqué de roux. Tête : occiput assombri dorsalement. Deux ocelles seulement, éloignés de la marge oculaire par un peu moins du double de leur propre diamètre. Antennes : scape avec un bec ventral très prononcé, bec du

Source : MNHN, Paris

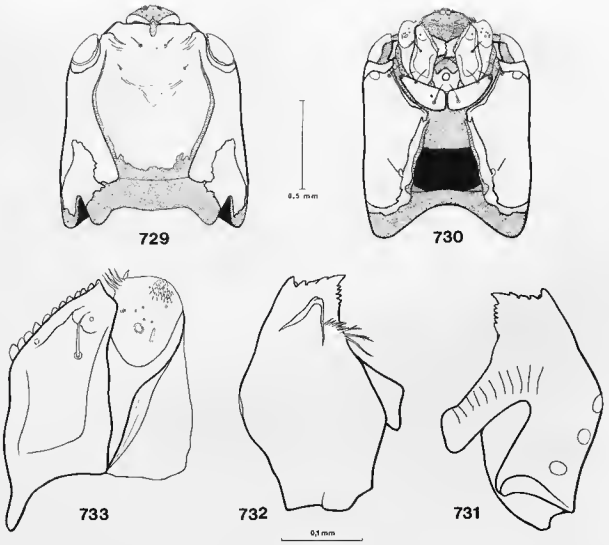


FIG. 729-733. — *Keroplatus heimi* Mat., tête de la larve IV : 729, vue dorsale ; 730, vue ventrale ; 731, mandibule, vue ventrale ; 732, d°, vue dorsale ; 733, stipes de la maxille, vue ventrale.

pédicelle plus court ; flagelle jaune, macrochètes dorsaux et ventraux courts, mais nombreux et débordant par endroits sur la face latérale des flagellomères. Clypéus fortement pileux, dernier article des palpes courts, globuleux.

Thorax : scutum roux sur le disque, les marges latérales, et surtout la marge antérieure, largement jaunies. Pleures jaunes tachées de roux, tache latérotergale plus sombre. Ailes jaunes, enfumées le long du bord costal et de la marge postérieure, ainsi que sur près du tiers apical. Sc se terminant un peu après l'apex de la fusion radiomédiane, celle-ci un peu plus courte que le pétiole de la fourche médiane.

Abdomen : tergites brun-roux, les VI-VII plus sombres, ainsi que la marge ventrale des III-V. Sternite I jaune-roux, II roux, les suivants roux latéralement, brunis sagittalement. Cerques jaunes, allongés, fortement rétrécis dans la moitié apicale.

Zaïre, Kivu, Forêt d'Irangi, 1,50 S — 28.30 E, 1.11.1957 (*J. Hamon*, ORSTOM). Muséum national d'Histoire naturelle. Proche de *K. heimi* Mat. par la disparition de l'ocelle médian, cette espèce en diffère par des détails de coloration, et notamment les ailes moins vivement marquées.

Source : MNHN, Paris

Keroplatus sp. (région orientale)

Un exemplaire dépourvu d'abdomen, sans doute mâle si l'on en juge par les griffes fortement spinuleuses à la base. Espèce de taille moyenne : longueur de l'aile : 6 mm. Couleur jaune marquée de roux.

Tête rousse. Trois ocelles, le médian plus petit que les latéraux mais non punctiforme, les latéraux éloignés de la marge oculaire par environ le double de leur propre diamétre. Antennes roux sombre, scape avec un petit bec ventral, pédicelle sans bec ; macrochétes flagellaires dorsaux moyens, ventraux trés courts. Dernier palpomère gros et court, ovoïde.

Thorax : scutum roux sombre, une bande médiane, longitudinale, jaune en avant, rousse sur les deux tiers postérieurs, où elle se sépare peu nettement de la couleur de fond. Reste du thorax jaune. Pattes jaunes, les hanches III avec une légère tache médiane brune sur la face externe. Protarse I trés peu plus long que le tibia I. Tarses étroitement annelés de jaune aux articulations. Ailes jaunes, un peu enfumées á la marge antérieure, á l'apex et á la marge postérieure, également une ombre sur l'apex de Cu1b. Sc se terminant nettement aprés l'apex de la fusion radiomédiane, celle-ci un peu plus longue que le pétiole de la fourche médiane. R4 plus oblique que dans le reste du genre, et costale atteignant presque l'apex de l'aile. Balanciers jaunes, capitule brun.

N.W. India, Simla, 08.1898 (*C.G. Nurse*), BM 1934-8. British Museum (Nat. Hist.). L'autre espèce orientale de *Keroplatus, K. rufus* de Meij., de Java, diffère de la présente par sa teinte générale rousse, presque orangée, à pilosité dorée. L'ocelle médian est plus gros, les ocelles latéraux plus proches de la marge. Les hanches III ne sont pas tachées, le protarse I atteint presque le double de la longueur du tibia. Enfin, les ailes sont entiérement jaunes et R4 en position verticale.

GENRE MALLOCHINUS EDWARDS

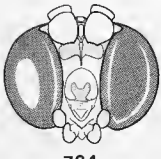
Ceroplatus (*Mallochinus*) Edwards, 1929c : 174. Espéce-type : *Keroplatus mastersi* Skuse, 1888, par désignation originale.
Mallochinus : Matile, 1989b : 130.

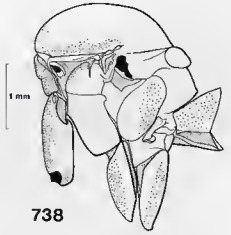
Ce taxon a été proposé par EDWARDS pour les *Keroplatus s. l.* á soies tibiales irréguliérement disposées et latérotergites ciliés. Il signale aussi la face relativement large, les yeux profondément émarginés et les ocelles latéraux contigus à la marge oculaire. À l'espéce-type, EDWARDS ajoute une espèce nouvelle de Tasmanie, *K. mangalorensis*, décrite sur un seul spécimen dépourvu d'abdomen et ne différant de *K. mastersi*, de Nouvelle-Galles du Sud, que par des caractéres de coloration.

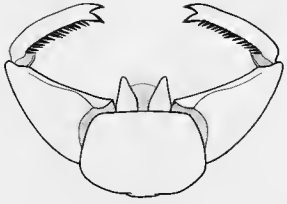
EDWARDS ne fait plus ensuite aucune allusion à *Mallochinus*, sauf pour en rappeler la luminosité larvaire (signalée pour la premiére fois par SKUSE en 1890) dans sa mise au point sur le genre *Arachnocampa* (EDWARDS, 1934b).

♂♀. — *Tête* (fig. 734-735) sphérique aplatie, un peu plus large que haute. Occiput couvert de soies obliques de plus en plus longues á mesure qu'elles sont plus proches de la marge oculaire. Trois ocelles, le médian plus petit que les latéraux mais non punctiforme ; chaque ocelle porté par un calus bien délimité, le calus médian prolongé en arriére par un sillon sagittal s'étendant jusqu'au foramen magnum. Des soies ocellaires longues ; ocelles latéraux contigus á la marge oculaire. Yeux de taille moyenne, occupant un peu plus de la moitié de la face latérale de la tête, profondément encochés au-dessus de l'insertion des antennes ; pilosité fine, absente dans la zone antéro-interne de l'œil. Front large, dénudé, peu élevé, sillon frontal peu prononcé mais prolongé par un tubercule frontal étendu jusqu'entre les scapes antennaires. Pas de calus frontaux. Antennes de 2+14 articles. Scape volumineux, prolongé ventralement par un bec épais ; pédicelle petit, discoïde. Flagelle élargi et aplati, pédicules trés courts, submédians (fig. 736). Dernier flagellomère plus long que large, apiculé (fig. 737), tranchant par sa couleur blanchâtre sur le reste du flagelle chez l'espéce-type, concolore chez *M. mangalorensis*. Des macrochétes dorsaux et ventraux, les dorsaux plus nombreux et plus longs que les ventraux, ces

Source : MNHN, Paris







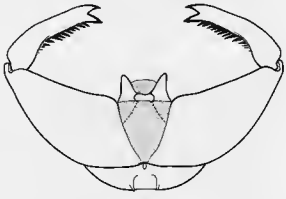


FIG. 734-742. — *Mallochinus mastersi* (Skuse) : 734, tête, vue frontale ; 735, ♂, vue latérale ; 736, antenne, vue latérale ; 737, dernier flagellomère antennaire et apicule, vue latérale (seuls quelques microchètes ont été représentés) ; 738, thorax, hanches et segment abdominal I, vue latérale ; 739, aile, face dorsale ; 740, ornementation alaire ; 741, hypopyge mâle, vue dorsale ; 742, ♂, vue ventrale.

Source : MNHN, Paris

derniers plus épais et plus sombres. Face large et courte, nue. Clypéus saillant, portant quelques soies latérales. Trompe courte mais dépassant largement le bord ventral des yeux, labre et hypopharynx distincts. Labelles uniarticulées, membraneuses sur toute leur face interne. Palpes de 1+2 articles. Palpifère entièrement sclérifié. Premier palpomère petit, le deuxième plus gros, ovoïde, dressé en avant, cilié à la face externe, la face interne membraneuse et portant des sensilles apicales.

Thorax (fig. 738). — Prothorax peu développé, largement rétréci sur la ligne médiane ; angle postérieur du proépimère situé au-dessous du niveau de la suture anapleurale. Prosternum non saillant, portant de longues soies marginales, le disque nu. Scutum peu bombé, couvert de courtes soies serrées uniformément disposées, les latérales et les préscutellaires plus longues. Scutellum grand, semi-circulaire, bordé de nombreuses soies marginales, disque dénudé. Médiotergite peu élevé mais saillant et anguleux à l'apex, dénudé, dépassant largement en arrière le niveau de l'apex du scutellum. Pas d'aire membraneuse sous-scutellaire visible sur l'un des spécimens disponibles, une zone triangulaire en relief, apparemment membraneuse, sur l'autre. Pas de soies scabellaires. Pleures dénudées sauf le proépisterne, à longues soies dressées, l'anépisterne, qui porte des cils dans sa partie antérieure et dorsale, et le latérotergite, dont la moitié postérieure porte de longues soies dressées. Anépisterne avec une fissure longue et étroite. Suture médiopleurale fortement sinueuse, fosse médiopleurale profonde. Mésépimère très fortement rétréci ventralement, le katépisterne et le latérotergite presque contigus à ce niveau. Latérotergite fortement saillant au-dessus du métépisterne, grand axe très oblique. Métépisterne plus large que haut.

Pattes. — Hanches à peu près de même longueur. Hanches I ciliées sur les faces antérieure et externe, II à la face antérieure sauf à la base, également des soies sur la partie antérieure de la face externe : hanches III ciliées le long de la marge postéro-externe. Pas de soies coxales postérieures. Fémurs normaux, à soies couchées, les ventrales pas plus longues que les dorsales. Des bandes dénudées ventrales aux trois fémurs. Tibias régulièrement élargis de la base vers l'apex, les microchètes irrégulièrement disposés. Tibia I sans zone sensorielle distincte, un peigne hyalin. Tibia II avec un peigne postérieur peu serré, le III avec le jeu de trois peignes, également peu serrés. Éperons 1 : 2 : 2, l'éperon I et les internes II-III beaucoup plus longs que la largeur apicale des tibias correspondants, le I atteignant le double, les II et III un peu plus longs que le triple de cette largeur ; éperons externes II-III un peu plus longs que la largeur apicale des tibias. Macrochètes tibiaux : tibia I avec quelques antérodorsaux et antéroventraux courts, et quelques ventraux longs ; II et III avec des dorsaux, des antérieurs, des antéroventraux, des ventraux et des postérieurs apicaux. Tarses relativement courts et minces. Tous les protarses plus courts que les tibias correspondants, et portant des macrochètes ventraux peu développés ; microchètes en rangées régulières, dont quelques-unes plus serrées. Griffes longues et fines, spinuleuses à la base, dans les deux sexes.

Ailes (fig. 739-740) un peu plus longues que l'abdomen, larges à la base, plus étroites à l'apex, fortement maculées de brun à la marge antérieure. Membrane dépourvue de macrotriches sauf dans le champ anal, de part et d'autre de l'anale. Costale se terminant avant l'apex de l'aile, dépassant légèrement l'embouchure de R5. Sous-costale peu allongée, se terminant un peu après le niveau de la base de la fusion radiomédiane ; sc2 faible, proche de h. R1 relativement courte. R4+5 courte, rectiligne, oblique, subégale à la longueur de R5, celle-ci se terminant nettement avant l'apex de l'aile, son parcours très proche de celui de la costale. R4 courte, oblique, se terminant sur la costale à proximité de l'apex de R1. Cellule basale non divisée en deux par une trace longitudinale. Fusion radiomédiane plus courte que le pétiole de la fourche médiane. M1 et M2 interrompues un peu avant la marge. Cu1b peu courbée. Cu2 fine, de longueur moyenne. Anale peu courbée, prolongée presque jusqu'à la marge de l'aile. A2 longue et distincte.

Ciliation, face dorsale : C, R1, R4+5, R5, 1 ou 2 soies à la base de M4, anale ciliée sur toute sa longueur ; face ventrale : toutes les nervures nues sauf la costale.

Abdomen mâle et femelle cylindrique aplati. Sternite I suivi d'un petit sclérite intercalaire transverse, bien sclérifié mais non cilié. Mâle : sept segments visibles avant l'hypopyge dorsalement, l'apex du VIII visible ventralement, le sternite VIII étant nettement plus développé que

Source : MNHN, Paris

le tergite. Femelle : sept segments visibles avant l'ovipositeur.

Genitalia mâles (fig. 741-742). — Tergite IX grand, grossièrement quadrangulaire à angles arrondis, ne recouvrant pas la face dorsale des gonocoxopodites. Sternite IX absent ou fusionné. Cerques petits, ciliés dorsalement. Hypoprocte plus court que les cerques, cilié ventralement. Gonocoxopodites beaucoup plus larges que l'extrémité abdominale, non ouverts dorsalement, en cônes fortement divergents. Ventralement, ils sont séparés pratiquement jusqu'à la base par une aire membraneuse large. Gonostyles à insertion latérale, longs et minces, bidentés à l'apex, tout le bord interne pourvu de fortes épines noires. Phallosome petit, presque entièrement membraneux, notamment le distiphallus ; paramères dorsaux réunis en pont apical, paramères ventraux présents, peu sclérifiés.

Genitalia femelles (fig. 743-744). — Presque entièrement enfoncés au repos dans le segment VII, dont seuls dépassent l'apex du sternite et du tergite X et les cerques. Tergites VIII et IX, et sternite IX, entièrement membraneux. Sternite VIII très petit, membraneux latéralement, entièrement divisé en deux ventralement, ne dépassant pas le segment VII au repos. Tergite X petit mais bien sclérifié, cilié aux deux angles apicaux. Sternite X petit, portant de courts cils ventraux. Cerques uni-articulés, en longue lame ciliée aux faces interne et externe.

Larve. — Des larves ont été trouvées à la fin du siècle dernier, mais n'ont jamais été décrites (voir ci-dessous).

Biologie. — La première publication de SKUSE (1888) sur *M. mastersi* est ambiguë en ce qui concerne les larves de cette espèce. SKUSE écrit que MASTERS lui a confié « avoir vu des larves dont les mœurs et la forme correspondent à celles (du genre *Keroplatus* telles qu'elles sont décrites par DUFOUR, 1839a) ». SKUSE pense qu'il s'agit de celles de son *K. mastersi*, dont les imagos furent capturés par lui-même et MASTERS près de Sydney, on peut le supposer dans le biotope où ce dernier avait observé des larves ressemblant à celles des *Keroplatus*. Il n'est dit nulle part dans cette publication que ces larves avaient été lumineuses. Cependant, le paragraphe précédant les remarques de SKUSE se réfère à la luminosité de *Keroplatus sesioides* Wahlberg (= *tipuloides* Bosc). C'est sans doute pourquoi certains auteurs tels que GATENBY (1960a) font état de la référence de 1888 comme de la première citation de la luminosité des larves de *M. mastersi*. En fait, celle-ci date de SKUSE, 1890 : « J'ai récemment élevé cette espèce de larves lumineuses habitant le bois pourri humide, obtenues par Mr. J. J. FLATCHER à Blue Mountains, NSW ». Dans le même travail se trouve la description de « *Bolitophila luminosa* » et contrairement à l'opinion de TONNOIR (comm. pers. à NICHOLSON, *in* GATENBY, 1960a), il me paraît exclu que les larves lumineuses rapportées par Skuse à *M. mastersi*, et dont il a obtenu des imagos, soient celles d'un *Arachnocampa*. Il semble qu'il existe deux espèces de Keroplatidae lumineux en Nouvelle-Galles du Sud : *M. mas-*

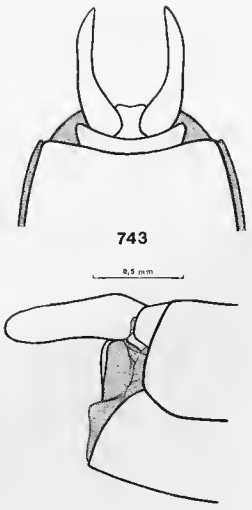


FIG. 743-744. — *Mallochinus mastersi* Skuse, terminalia femelles : 743, vue dorsale ; 744, vue latérale.

Source : MNHN, Paris

tersi et *A. richardsae*. Tout au plus serait-il bon de s'assurer que les adultes élevés de cette province sont bien conspécifiques aux types de *M. mastersi*.

Répartition. — Région australasienne (Australie, Tasmanie).

Matériel examiné. — L'espéce-type.

Genre Nauarchia n. gen.

Espéce-type : *Nauarchia excavata* n. sp.

Ce genre nouveau est proposé pour une espéce australasienne des Iles de l'Amirauté qui possède une série de caractères remarquables : antennes á flagellomères peu élargis, labre lobulaire, mésépimère interrompu avant la marge de la pleure, celle-ci dénudée, ainsi que le prosternum, champ anal réduit, et des genitalia mâles fortement apomorphes qui ne permettent de l'inclure dans aucun autre genre de *Keroplatini*.

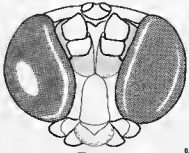
Derivatio nominis : du grec ναυαρχια, amirauté (référence à la localité de l'espéce-type). Genre : féminin.

♂. — *Tête* (fig. 745-746) aplatie d'avant en arrière, bien plus large que haute. Occiput couvert de courtes soies couchées, les préoculaires pas plus longues que les autres. Yeux grands, occupant plus des deux tiers de la face latérale de la tête, á peine encochés au-dessus des antennes ; pilosité très courte. Deux ocelles situés sur un calus commun subcirculaire, partagé en deux par un sillon longitudinal qui se prolonge en arrière sur environ la moitié de la distance entre le calus et le foramen occipital. Ocelles éloignés de la marge oculaire par plus de trois fois leur propre diamètre. Front large et court, portant une paire de petites soies submédianes, au niveau du bord interne de chaque ocelle ; pas de sillon transversal ou longitudinal net. Antennes : scape discoïde, pédicelle globuleux, ces deux articles dépourvus de bec antérieur. Flagelle brisé aprés le douziéme flagellomére (fig. 747), ceux-ci aplatis mais relativement peu élargis, notamment les 9-12 ; pédoncules en position médiane. Des macrochétes dorsaux et ventraux bien développés. Face large, peu sclérifiée, dénudée, ainsi que le clypéus, ce dernier peu saillant en avant des yeux. Trompe courte mais dépassant largement le niveau du bord ventral des yeux. Labre élargi, formant ventralement un lobe membraneux volumineux ; labelles courtes, membraneuses à la face interne, ciliées à l'apex et à la face externe. Palpifére apparemment entiérement membraneux, un seul palpomére dressé en avant, court, ovoïde, portant de petites cryptes sensorielles sur la moitié apicale de la face interne.

Thorax (fig. 748) peu arqué. Prothorax réduit á une bandelette à peine élargie latéroventralement. Prosternum non saillant, sauf le bord ventral, et entiérement dénudé. Angle postéroventral du proépimére situé au-dessous de la suture anapleurale. Scutum uniformément recouvert de soies courtes et couchées, les latérales et les préscutellaires plus longues, notamment les préalaires. Scutellum grand, semi-circulaire, le disque et la marge ciliés de soies courtes, les discales couchées. Médiotergite arrondi á l'apex, dépassant largement en arriére le niveau de l'apex du scutellum. Zone membraneuse sous-scutellaire peu développée. Pas de soies scabellaires. Pleures entiérement dénudées, sauf l'antépronotum et le proépisterne. Pas de fissure anépisternale. Bord antérieur du katépisterne avec un angle rentrant. Mésépimére fortement rétréci ventralement, le katépisterne et le latérotergite contigus au-dessus des hanches. Latérotergite fortement saillant au-dessus du métépisterne, son grand axe fortement oblique. Métépisterne bien plus large que haut.

Pattes. — Hanches I courtes, hanches II et III bien plus longues que les I, subégales entre elles (fig. 748). Hanches I ciliées à la face antérieure et à la face externe, pas de soies postérieures. Hanches II ciliées á la face antérieure, la ciliation débordant sur la face externe, surtout ventralement. Hanches III ciliées le long de la marge postérieure de la face externe. Pas de soies coxales postérieures II-III. Sur le seul exemplaire connu du genre, ne persistent que les fémurs III et le tibia et la base du protarse III gauche. Fémurs III normaux, la ciliation courte, couchée, pas plus longue ventralement que dorsalement ; une étroite bande dénudée ventrale. Microchétes tibiaux III disposés en rangées réguliéres toutes semblables. Éperon externe subégal à la largeur apicale du tibia, l'interne environ triple de l'externe. Un petit peigne externe formé de

Source : MNHN, Paris

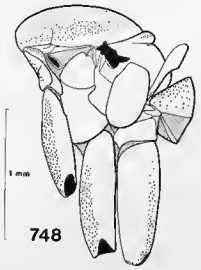


745

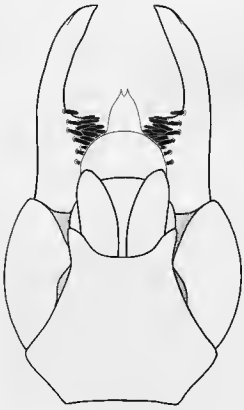
746

747

749

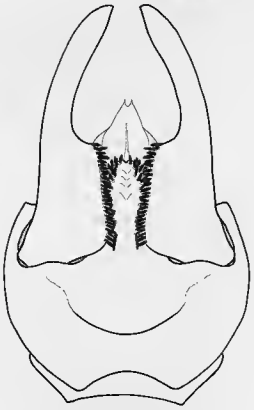


748



750

752



751

FIG. 745-752. — *Nauarchia excavata* n. gen., n. sp. : 745, tête, vue frontale ; 746, ♂, vue latérale ; 747, flagelle antennaire (incomplet), vue latérale ; 748, thorax, hanches et segment abdominal I, vue latérale ; 749, aile, face dorsale ; 750, hypopyge mâle, vue dorsale ; 751, ♂, vue ventrale ; 752, apodèmes gonocoxaux et phallosome, vue dorsale.

Source : MNHN, Paris

chétules serrés, également un petit peigne réduit entre les éperons. Par contre, pas de peigne interne mais huit soies plus grandes, écartées les unes des autres. Ciliation tibiale III : quelques macrochétes antérieurs et postérieurs sur le tiers apical, les antérieurs rares et largement espacés, les postérieurs plus nombreux et plus serrés. Sur ce qui reste du protarse III, microchétes disposés en rangées régulières, une rangée postéroventrale et une rangée ventrale de macrochètes.

Ailes (fig. 749) étroites, aussi longues que l'abdomen, champ anal peu développé, ce dernier semblant dépourvu de macrochétes dressés. Costale prolongée jusqu'á l'apex de l'aile, dépassant nettement l'apex de R5. Sous-costale courte, dépassant légérement le niveau de la base de Rs. Sc2 présente, distincte, située un peu avant le milieu de Sc. R1 modérément longue ; R4+5 atteignant prés du double de la longueur de R5, formant avec elle une courbe continue. R4 courte, oblique, située á peu prés au milieu de l'intervalle R1-R5. Cellule basale non divisée en deux par la base de M. Fusion radiomédiane longue, plus longue que le pétiole de la fourche médiane. Toutes les nervures basses atteignant la marge de l'aile, sauf l'anale, qui est interrompue trés peu avant. Cu1b peu courbée, Cu2 longue et fine, A2 réduite.

Ciliation, face dorsale : C, R1, R4+5, R5. Face ventrale : toutes les nervures nues sauf la costale.

Abdomen cylindrique, sept segments et l'apex du VIII visibles avant l'hypopyge. Sternite I largement membraneux ventralement, pas de sclérite intermédiaire entre les sternites I et II. Tergite VIII un peu plus court que le sternite.

Genitalia mâles (fig. 750-752). — Tergite IX hexagonal, fortement rétréci dans sa moitié apicale, légérement excavé à l'apex pour le logement des cerques. Ceux-ci grands, ciliés sur toute la face externe. Hypoprocte largement désclérifié ventralement, la partie sclérifiée formant un mince étrier cilié. Sternite IX fusionné ou absent. Gonocoxopodites entiérement ouverts dorsalement, ne formant pas de pont sclérifié et cilié autour des gonostyles (mais voir plus loin). Ventralement, gonocoxopodites entiérement fusionnés, sans zone membraneuse longitudinale, le synsclérite trés profondément excavé dans ses deux tiers apicaux, á ce niveau les soies plus courtes et plus rares. Synsclérite longuement encoché basalement. Excavation du synsclérite prolongée ventralement, sans discontinuité, par un tubercule médian aussi long qu'elle, portant ventralement de fortes spinules serrées, sauf sur la ligne médiane, qui demeure dénudée. Dorsalement, le tubercule ventral est relié á la marge interne de la face dorsale des gonocoxopodites, entourant ainsi dorsalement la base des gonostyles, ces derniers grands, à insertion ventrale. Moitié basale élargie et portant, le long de la face interne, des rangées de fortes spinules. Moitié apicale étroite, dépourvue de dents ou de soies modifiées. Phallosome (fig. 752) peu sclérifié, étroit et allongé, prolongé basalement dans le segment VIII. Apodémes gonocoxaux courts et minces. Paramères dorsaux absents ou membraneux, seule l'extrémité du distiphallus sclérifiée distalement. Paramères ventraux sclérifiés, en baguettes allongées contiguës en arriére, l'ensemble dépassant largement la base du synsclérite gonocoxal. Apodème éjaculateur bien sclérifié, plus long encore que les paramères ventraux. Pore génital situé á l'apex d'un petit lobe cilié.

Femelle, larve et biologie inconnues.

Répartition. — Région australasienne (Archipel Bismarck ; Admiralty Islands).

Matériel examiné. — L'espéce-type, décrite cidessous.

Nauarchia excavata n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3,2 mm. Tête : occiput brun, calus ocellaire noir. Face, trompe et palpes jaunes.

Thorax : scutum jaune-brunâtre, calus huméraux brunis. Scutellum brunâtre, médiotergite jaune sombre, pleures jaune pâle. Pattes ; hanches jaunes, les postérieures avec une tache médiane indistincte, plus sombre. Fémurs III (les autres pattes manquent) jaunes, la base et l'apex un peu plus sombres. Tibias et tarses jaunes, assombris par la pilosité. Ailes jaune sombre, sans marques définies. Balanciers á pédicelle jaune, capitule brun-noir.

Abdomen : tergite I jaune-brunâtre, tous les tergites suivants jaunes á large bande apicale brune. Sternite I jaune, les sternites suivants comme les tergites, mais les bandes apicales plus

Source : MNHN, Paris

étroites et moins sombres. Hypopyge brun, structures comme dans la diagnose générique.

Holotype mâle : Archipel Bismarck, Iles de l'Amirauté, Los Negros, 25.04.1945 (*G.E. Bohart*) ; Californian Academy of Sciences, San Francisco.

Genre Neoceroplatus Edwards

Ceroplatus (*Neoceroplatus*) Edwards, 1941b : 304. Espèce-type : *Ceroplatus* (*s. str.*) *minimax* Edwards, 1934a, par désignation originale.
Neoceroplatus ; Papavero, 1978 : 5.

Neoceroplatus a été proposé par Edwards comme sous-genre de *Keroplatus* en raison de la structure particulière des palpes, minces et allongés, de la base de la radiale presque transverse et du raccourcissement des nervures anale, M2 et M4. Edwards note aussi l'apicule particulier que porte le dernier flagellomère antennaire. Il souligne que comme chez ses *Keroplatus s. str.*, il y a trois ocelles [36], que les latérotergites sont ciliés, les microchètes tibiaux disposés en rangées régulières, et que R4 se termine sur R1. Edwards a d'abord décrit l'espèce-type, du Costa Rica, dans le sous-genre *Keroplatus s. str.* (Edwards, 1934a). Il signale ensuite *K. minimax* du Brésil, Nova Teutonia (Edwards, 1940b), et ce n'est qu'en 1941 qu'il propose pour cette espèce le nouveau sous-genre *Neoceroplatus*, à l'occasion de la découverte d'un nouvel exemplaire brésilien dans le Matto Grosso. Il note cependant que les deux spécimens du Brésil sont quelque peu différents de l'holotype mâle du Costa Rica (Edwards, 1941b).

Lane (1950a) décrit ensuite *N. paicoenai* (dans le genre *Keroplatus*) du Brésil, État de São Paulo, espèce qu'il signalera par la suite du Pérou (Lane, 1956) et d'Argentine (Lane, 1958), puis *N. lauroi*, du Brésil, bassin de l'Ampiri (Lane, 1961). Matile (1982b) fait connaître une quatrième espèce des Antilles (Dominique et Guadeloupe), *N. delamarei*. L'examen des types de *Keroplatus samiri* Khalaf, 1971, m'a permis de constater que cette espèce appartenait en réalité aux *Neoceroplatus* : le genre est ainsi signalé pour la première fois de la région néarctique (Mississipi).

L'holotype de *N. minimax* appartenait au Musée de Hambourg, auquel Edwards l'avait renvoyé : il a donc été détruit au cours de la deuxième guerre mondiale. Les huit exemplaires de *Neoceroplatus* se trouvant actuellement dans la collection Lane et déterminés comme appartenant à *N. minimax, lauroi* et *paicoenai* représentent en fait six espèces différentes, parfaitement distinctes par leurs genitalia. Edwards lui-même estimait que ses « *minimax* » brésiliens appartenaient sans doute à une espèce distincte de l'holotype (qu'il n'avait plus sous les yeux), et avait d'ailleurs muni l'échantillon mâle d'une étiquette d'espèce nouvelle ; ce mâle est décrit plus loin sous le nom de *N. punctipes*. Les genitalia mâles de *N. minimax* n'ayant jamais été décrits, et le type en étant détruit, il était difficile de juger de la nouveauté de certaines des espèces de la collection Lane. Fort heureusement, les collections de la Californian Academy of Sciences, San Francisco, aimablement communiquées par mon collègue et ami Paul-Henri Arnaud, contiennent deux exemplaires de Panama, appartenant à deux espèces différentes (bien que capturées le même jour dans la même localité). L'une correspond parfaitement à la description originale de *N. minimax* et ce spécimen a donc été choisi comme néotype. N'ayant eu ces exemplaires sous les yeux que lorsque ce travail était en voie d'achèvement, certains des dessins illustrant le genre (tête, thorax) ont été effectués sur d'autres espèces à ma disposition.

♂♀. — *Tête* (fig. 753-754, *N. hodeberti*) ovoïde, aplatie, plus haute que large. Occiput couvert de courtes soies couchées, dispersées, les préoculaires plus longues. Trois ocelles situés chacun sur un calus, le médian plus ou moins distinct, oblitéré chez les espèces à ocelle médian réduit ; l'ensemble cordiforme, cilié, bien délimité, prolongé en arrière par un long sillon sagittal. Ocelle médian petit, punctiforme chez l'espèce-type, *N. arnaudi* et *N. hodeberti*. Ocelles latéraux grands, éloignés de la marge oculaire par environ leur

36. On a vu que ce caractère était variable chez *Keroplatus*.

Source : MNHN, Paris

propre diamètre, rarement un peu plus (*N. minimax, punctipes, lauroi*). Front large, peu élevé, soulevé latéralement en deux faibles calus ; tubercule frontal petit, sillon médian mousse chez *N. minimax, arnaudi, hodeberti* et *punctipes*. Sillon mieux marqué et tubercule frontal bien développé chez les autres espèces. Yeux grands, occupant plus de la moitié de la face latérale de la tête, nettement échancrés au-dessus de l'insertion des antennes ; pilosité longue, dressée. Antennes (fig. 755-756) de 2+14 articles. Scape et pédicelle cylindriques, le pédicelle légèrement prolongé en bec ventral. Flagelle élargi et aplati, pédoncules flagellaires très courts, sub-

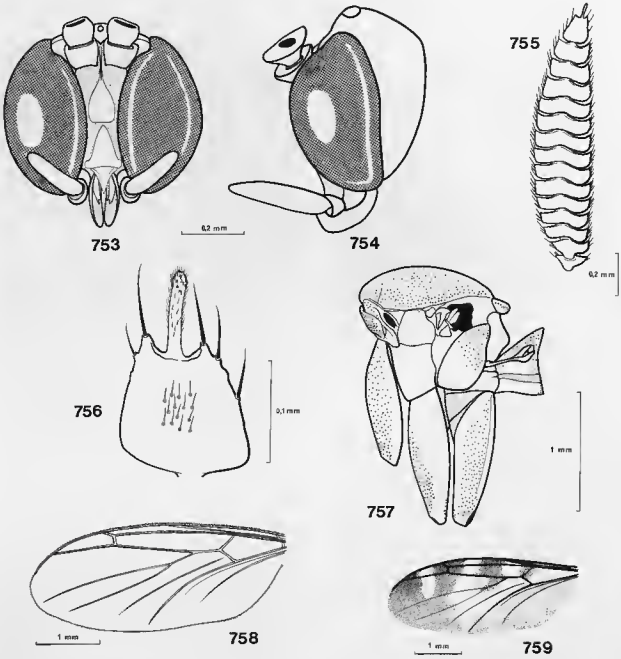


FIG. 753-759. — *Neoceroplatus* : 753, *N. hodeberti* n. sp., tête, vue frontale ; 754, ♂, vue latérale ; 755, *N. arnaudi* n. sp., flagelle antennaire, vue latérale ; 756, *N. hodeberti*, dernier flagellomère et apicule, vue latérale (seuls quelques microchètes ont été représentés) ; 757, *N. hodeberti*, thorax, hanches et segment abdominal I, vue latérale ; 758, *N. minimax* (Edw.), aile, face dorsale ; 759, ♂, ornementation alaire.

Source : MNHN, Paris

médians. Dernier flagellomère montrant dans une encoche peu profonde un apicule presque aussi long que le reste de l'article, mince, muni de quelques sensilles apicales, tranchant par sa couleur blanche ou jaune sur le reste du flagelle, ceci chez *N. minimax, hodeberti, punctipes, lauroi, samiri* et *spinosus*. L'apicule est moyen chez *N. arnaudi, dureti* et *monostylus*, petit chez *N. delamarei, dissimilis* et *paiconeai*, où il prend le même aspect que chez *Keroplatus*. Des macrochètes flagellaires dorsaux et ventraux, ces derniers très courts. Face de largeur moyenne, bien sclérifiée, portant des soies courtes. Clypéus petit, peu saillant, ne dépassant pas le bord antérieur des yeux, sans soies sauf quelques cils latéraux. Trompe relativement bien développée pour un *Keroplatini*, labelles dépassant largement le niveau du bord ventral des yeux. Labre et hypopharynx bien sclérifiés. Labelles en lame large et bien sclérifiée, portant des soies rares à la face externe, face interne entièrement membraneuse. Palpes de 1+2 articles, le palpifère relativement bien développé, cilié ventralement. Deuxième palpomère remarquablement allongé, peu dilaté, pointu à l'apex, aussi long que la face et le clypéus ensemble, rarement un peu plus court (*N. samiri, dissimilis*) ; sclérifié et cilié à la face externe, la face interne membraneuse et bordée de chaque côté par une rangée de cryptes sensorielles ; quelques sensilles apicales (observé chez *N. arnaudi* et *hodeberti*).

Thorax (fig. 757). — Prothorax peu développé, sauf latéralement. Angle postérieur du proépimère situé au niveau de la suture anapleurale. Prosternum non saillant en avant, cilié sur le disque et latéralement, nu ventralement. Scutum peu bombé, uniformément recouvert de courtes soies serrées, obliques, les marginales latérales et préscutellaires plus longues. Scutellum grand, semi-circulaire, portant des soies discales plus ou moins nombreuses, courtes, et des marginales plus longues et plus nombreuses. Médiotergite peu élevé, anguleux à l'apex, ne dépassant pas le niveau de l'apex du scutellum, dénudé. Zone membraneuse sous-scutellaire peu développée. Pas de soies scabellaires. Pleures : proépisterne longuement cilié ; de deux ou trois soies anépisternales (espèce-type) à une vingtaine, en position dorsale. Latérotergite hérissé de longues soies fines, dispersées, sur sa moitié postérieure ou postérodorsale, la zone sétifère plus étendue, et les soies plus denses, chez *N. paiconeai*. Ciliation du stigmate antérieur longue et serrée, des soies distinctes de la villosité chez *N. minimax* et *hodeberti*, la villosité particulièrement développée, sombre, chez *N. paiconeai*. Pas de fissure anépisternale distincte, ou bien celle-ci très faible (*N. delamarei, paiconeai*). Mésépimère brusquement rétréci à son tiers ventral, la suture médiopleurale sinueuse à ce niveau seulement. Fosse médiopleurale petite, peu profonde, mais distincte. Latérotergite fortement saillant au-dessus du métépisterne, son grand axe modérément oblique. Métépisterne plus large que haut, pas plus haut au bord antérieur qu'au postérieur.

Pattes. — Hanches longues, les antérieures un peu plus courtes que les II-III (fig. 757). Hanches I ciliées sur les faces antérieure et externe, quelques soies postérieures apicales. Hanches II ciliées à la moitié ventrale de la face antérieure, la ciliation débordant plus ou moins sur la marge externe, face antérieure et face externe presque entièrement ciliées chez *N. delamarei*. Quelques soies postérieures apicales. Hanches III avec des soies sur environ la moitié postérieure de la face externe, sur presque toute cette face chez *N. delamarei*. Quelques soies postérieures apicales nettement plus longues que celles des hanches II. Fémurs normaux, pilosité couchée, les soies ventrales plus longues que les dorsales. Fémurs III avec une bande dénudée ventrale, les autres sans. Tibias régulièrement épaissis de la base vers l'apex, les microchètes disposés en rangées régulières dont certaines, formées de soies plus serrées, apparaissent à faible grossissement comme des lignes noires continues. Tibia I sans zone sensorielle, mais avec un petit peigne hyalin. Tibia II avec un peigne postérieur bien développé et un petit peigne entre les éperons. Tibia III avec la série complète de trois peignes. Éperons 1 : 2 : 2. Éperon antérieur variant de un peu plus long que la largeur apicale du tibia à deux fois cette largeur. Éperons externes II-III atteignant le triple de cette largeur, sauf chez *N. dureti*, où ils sont seulement deux fois plus longs. Tibias II-III avec des soies postérieures disposées en rangée régulière sur environ le tiers apical du II, le III avec seulement quelques soies préapicales. Tarses relativement courts, microchètes régulièrement disposés, de même que les macrochètes des protarses. Protarse 1 de 1,2 à 1,5 fois la longueur du tibia (espèce-type : 1,4 ; davantage chez *N. samiri*), II et III subégaux à la longueur des tibias

Source : MNHN, Paris

correspondants. Griffes courtes, non épaissies, spinuleuses à la base.

Ailes (fig. 758-759) un peu plus longues que l'abdomen, relativement larges, lobe anal moyennement développé. Coloration brune, surtout à la marge antérieure, marquée de taches claires en fenêtres, disque clair. Pas de macrotriches sur la membrane sauf quelques-uns, dispersés en arrière de la nervure anale. Costale longue, interrompue un peu avant l'apex de l'aile, dépassant largement l'embouchure du R5, moins chez *N. samiri*, presque pas chez *N. paicoenai*. Sous-costale relativement courte, se terminant un peu avant l'apex de la fusion radiomédiane ; sc2 absente. Cellule basale non divisée en deux par une trace longitudinale. Fusion radiomédiane très variable, allant de bien plus courte que le pétiole de la fourche médiane chez *N. spinosus* au triple de cette longueur chez *N. punctipes* (égale à la fusion radiomédiane chez l'espèce-type). Rs peu oblique, presque verticale chez *N. arnaudi* et *dissimilis*, subverticale chez les autres espèces. R4 se terminant sur R1, courte, verticale ou légèrement oblique. R5 courte, presque alignée avec R4+5, celle-ci plus longue que R5. M1 se terminant juste avant le bord de l'aile, M2 et M4 très largement interrompues avant ce bord, sauf chez *N. samiri*, où elles sont plus longues. En outre, M4 plus ou moins largement interrompue ou affaiblie à la base, sauf chez *N. paicoenai* et *delamarei*. Cu1b peu courbée, prolongée pratiquement jusqu'à la marge. Cu2 courte et fine. Anale interrompue bien avant le bord de l'aile ; axillaire longue.

Ciliation, face dorsale : C, R1, R4+5, R5. Face ventrale : toutes les nervures nues sauf la costale.

Abdomen : segments I-II formant un cône, segments suivants aplatis. Mâle : segment VIII fortement réduit, surtout le tergite, télescopé dans le VII, et dont seul dépasse l'apex du sternite. Pas de sclérite intercalaire.

Genitalia mâles (fig. 760-762, 766-808). Hypopyge à rotation obligatoire, face ventrale (toujours ?) en position dorsale. Tergite et sternite VIII réduits, en bandelettes, bien plus courts que le segment précédent.

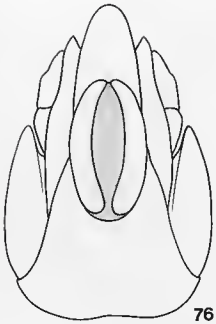
Espèce-type : tergite IX (fig. 796) plus long que large, rétréci à l'apex, fortement encoché à ce niveau pour le logement des cerques, la base également émarginée. Cerques relativement longs, hypoprocte entièrement membraneux. Ensemble tergite IX — cerques laissant libre la quasi-totalité de la face dorsale des gonocoxopodites. Gonocoxopodites entièrement soudés ventralement, le sternite IX fusionné ou membraneux. Pas de trace de sillon sagittal ventral. Très peu rebordé dorsalement, ne formant pas de pont sclérifié entourant la base des gonostyles, celui-ci remplacé par une mince apophyse émanant du rebord de la marge interne dorsale, de chaque côté, élargie ensuite en un tubercule ventral muni de fortes spinules, qui vient s'appliquer à la face ventrale du phallosome mais sans entrer directement en rapport avec elle. Synsclérite gonocoxal nettement encoché à la base. Gonostyles à insertion ventrale rapprochée de la ligne médiane. Formés de deux lobes, l'un dorsal, l'autre ventral, fusionnés à la base. Les deux lobes sont simples, le ventral porte, outre les soies ordinaires, une série de très fortes soies apicales et internes ; le lobe dorsal porte, lui, une série de spinules apicales (fig. 788). Phallosome (fig. 804) dépassant largement l'apex des cerques dorsalement, celui des gonostyles ventralement, mais non prolongé basalement dans le segment prégénital. Distiphallus sclérifié dorsalement ; ventralement, distiphallus et basiphallus fusionnés en une lame fortement sclérifiée, élargie, échancrée basalement. Paramères dorsaux en baguettes bien sclérifiées dépassant en arrière l'ensemble du phallosome. Apodème éjaculateur bien sclérifié.

Variations. — L'hypopyge de *N. hodeberti* et *punctipes* est de même type que celui de *N. minimax*, mais la sclérification ventrale du phallosome forme une lame encore plus large, plus sclérifiée, surtout à l'apex, coupant pratiquement en deux la cavité hypopygiale dans le plan horizontal (fig. 802-803).

Tergite IX variable, particulièrement allongé chez *N. monostylus* (fig. 797), court, presque transverse, chez *N. lauroi, delamarei* et *paicoenai* (fig. 794, 800-801). Dans tous les cas, tergite profondément échancré à l'apex, un peu moins chez *N. lauroi* (fig. 794). Base plus ou moins fortement échancrée dans le groupe de l'espèce-type, chez *N. arnaudi* (fig. 799) et surtout *N. spinosus* (fig. 798).

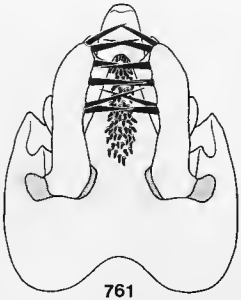
Synsclérite gonocoxal faiblement échancré à la base chez *N. dureti* (fig. 769), *dissimilis* (fig. 770) et *paicoenai* (fig. 776), moyennement dans le groupe *minimax* (fig. 766-768), fortement chez les autres espèces, particulièrement *N. samiri* (fig. 774).

Source : MNHN, Paris

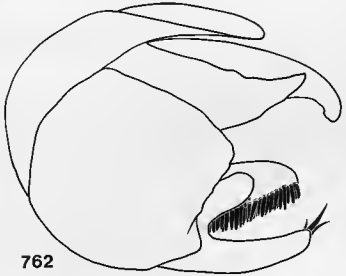


760

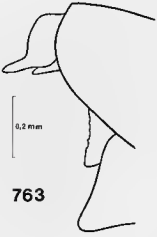
0,1 mm



761



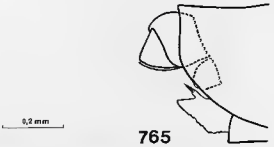
762



0,2 mm

763

764



0,2 mm

765

FIG. 760-765. — Terminalia des *Neoceroplatus* : 760, *N. minimax* (Edw.), hypopyge, vue dorsale ; 761, ♂, vue ventrale ; 762, ♂, vue latérale ; 763, *N. delamarei* Mat., terminalia femelles, vue latérale ; 764, ♂, vue dorsale ; 765, *N. lauroi* (Lane), ♂, vue latérale.

Source : MNHN, Paris

Gonostyles à insertion ventrale dans le groupe *minimax* (fig. 766-768) et chez *N. dureti* (fig. 769), *dissimilis* (fig. 770), *delamarei* (fig. 771), *spinosus* (fig. 773), *arnaudi* (fig. 777) et *lauroi* (fig. 775), à insertion latérale chez les autres espèces. Gonostyles unilobés seulement chez *N. monostylus* (fig. 780). Bilobés chez *N. dureti* (fig. 778), *dissimilis* (fig. 779), *spinosus* (fig. 781) et le groupe *minimax* (fig. 787-789). Trilobés chez les autres espèces : *N. arnaudi* (fig. 786), *delamarei* (fig. 784), *lauroi* (fig. 782), *paicoenai* (fig. 783) et *samiri* (fig. 785). Au moins l'un des lobes avec des soies épaissies ou autrement modifiées, sauf chez *N. paicoenai* (fig. 776, 783).

Processus gonocoxal ventral toujours spinuleux, sauf chez *N. delamarei*, où il ne porte que des soies ordinaires (fig. 771). Pas de processus gonocoxal chez *N. dissimilis* (fig. 770) et *N. paicoenai* (fig. 776).

Phallosome toujours long, atteignant ou dépassant l'apex des cerques, sclérification moyenne, plus prononcée dans le groupe de l'espèce-type (fig. 802-804), à un moindre degré mais aussi en plaque élargie chez *N. monostylus* (fig. 805), très forte et en plaque transverse chez *N. lauroi, arnaudi* et *spinosus* (fig. 806-808).

Genitalia femelles (fig. 763-765). — Je dispose des femelles de *N. delamarei, samari* et *lauroi*, toutes trois représentées par leurs allotypes. Celui de *N. paicoenai* s'est révélé être en réalité un mâle d'une espèce nouvelle (MATILE, 1982b) décrite ci-dessous sous le nom de *N. dureti*. Chez *N. delamarei*, le tergite VIII est entièrement membraneux. Sternite VIII divisé en deux sagittalement sur toute sa longueur, chaque moitié du sclérite ciliée à la face externe et à l'apex et rebordée à la marge interne. Tergite et sternite IX entièrement membraneux. Tergite X bien sclérifié, fortement rétréci au milieu, portant de longues soies latérales. Cerques petits, uniarticulés, leur base large, reliés l'un à l'autre par une membrane, seule la moitié apicale des cerques, beaucoup plus étroite, se trouve libre ; les cerques apparaissent ainsi biarticulés (fig. 763-764). Sternite X grand, bien sclérifié et cilié. Pour autant que l'on puisse en juger par la préparation microscopique de l'allotype de *N. samiri*, son oviposituer appartient à ce type.

Structure de l'ovipositeur bien différente chez *N. lauroi* (fig. 765). Tergite VIII formant deux plaques sclérifiées, arrondies, unies à la base et portant chacune une paire de soies. Sternite VIII divisé en deux, non rebordé à l'apex où, par contre, il porte un petit processus muni d'une forte épine apicale conique. Tergite X beaucoup plus grand, non rétréci, bien développé latéralement et rebordé ventralement, de sorte qu'il entoure presque complètement la base des cerques. Ceux-ci petits, en courte lame triangulaire. Sternite X allongé, étroit.

Larve et biologie inconnues.

Répartition. — Règion néotropicale, à l'exclusion de la sous-région chilienne, et sud de la région néarctique (*N. samiri*).

Matériel examiné. — Toutes les espèces connues et les sept espèces inédites décrites plus loin. Le néotype de *N. minimax* (Edw.) est désigné et brièvement caractérisé ci-dessous et je donne également une redescription de *N. samiri*, dont la description originale n'est pas satisfaisante. Je donne également une clé des espèces d'après les caractères non génitaux, mais si peu de spécimens sont connus qu'on ne peut guère estimer la variabilité de ces caractères. Seul l'examen des genitalia mâles permettra une détermination sûre.

Clé des espèces

1. — Fusion radiomédiane atteignant presque le triple du pétiole de la fourche médiane. Hypopyge mâle : fig. 766, 787, 790. Brésil ... . ***punctipes*** n. sp.
   — Fusion radiomédiane ne dépassant pas 1,4 fois le pétiole de la fourche médiane **2**
2. — Couleur de fond du scutum brune, trois larges bandes longitudinales rousses bien délimitées **3**
   — Scutum jaune, roux ou jaune brunâtre, avec ou sans bandes nettes **5**

Source : MNHN, Paris

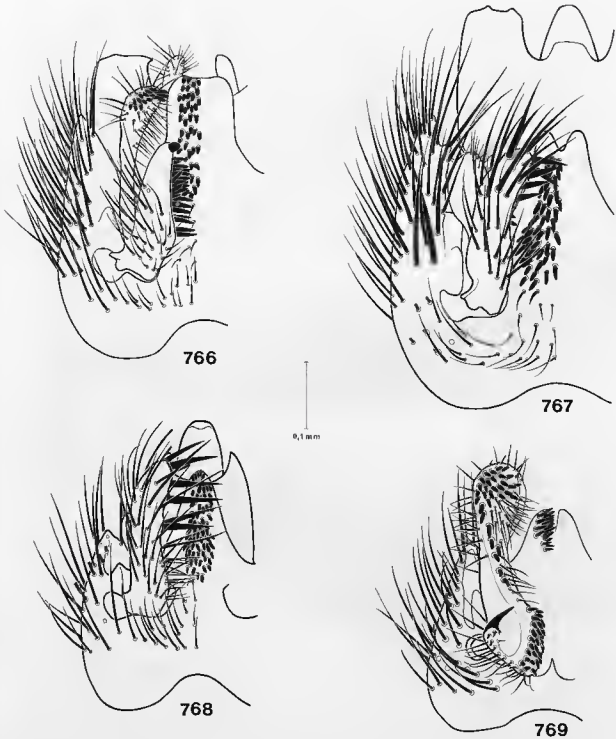


FIG. 766-769. — Hypopyge mâle des *Neoceroplatus*, vue ventrale ; 766, *N. punctipes* n. sp. (holotype) ; 767, *N. hodeberti* n. sp. (d°) ; 768, *N. minimax* (Edw.) (néotype) ; 769, *N. dureti* n. sp. (holotype).

Source : MNHN, Paris

3. — M4 entière à la base, étroitement interrompue à l'apex ; fémur III brun, jauni à la base et à l'apex. Hypopyge mâle : fig. 771, 784, 800. Petites Antilles ..... ***delamarei*** Mat.

— M4 largement interrompue à la base et à l'apex ; fémur III jaune, avec un étroit anneau basal et un anneau médian large ou étroit, bruns **4**

4. — Anneau médian du tibia III très large ; apicule antennaire très court, blanc ; tache alaire apicale blanche n'atteignant pas M1. Hypopyge mâle : fig. 770, 779, 792. Brésil ..... ***dissimilis*** n. sp.

— Anneau médian du tibia III étroit ; apicule antennaire long, brun ; tache alaire apicale blanche atteignant M1. Hypopyge mâle : fig. 768, 788, 796. Panama, Costa Rica ..... ***minimax*** (Edw.)

5. — M4 entière et bien sclérifiée à la base ; tache alaire apicale blanche réduite, dépassant à peine R1. Hypopyge mâle : fig. 776, 783, 801. Brésil ..... ***paicoenai*** (Lane)

— M4 distinctement interrompue à la base, ou au moins affaiblie ; tache apicale atteignant ou non M1 ..... **6**

6. — Capitule des balanciers roux **7**

— Capitule des balanciers brun-noir **8**

7. — Rs à peine enfumée, lobe anal entièrement clair ; scutum uniformément roux. Hypopyge mâle : fig. 772, 780, 797. Pérou ..... ***monostylus*** n. sp.

— Une tache brune sur Rs, débordant sur l'apex de la cellule basale, lobe anal largement bruni ; une bande scutale médiane jaune roux encadrée par deux bandes plus sombres, indécises. Hypopyge mâle : fig. 769, 778, 793. Argentine ..... ***dureti*** n. sp.

8. — Fusion radiomédiane atteignant 1,4 fois la pétiole de la fourche médiane ; ocelle médian punctiforme **9**

— Fusion radiomédiane au plus égale au pétiole de la fourche ; ocelle médian plus grand **10**

9. — Tache alaire apicale blanche fortement élargie le long de la costale. Hypopyge mâle : fig. 777, 786, 799. Panama ..... ***arnaudi*** n. sp.

— Tache apicale non élargie le long de la costale. Hypopyge mâle : fig. 767, 789, 791. Brésil ..... ***hodeberti*** n. sp.

10. — Ailes à peine assombries à l'apex, la tache apicale blanche prolongée au moins jusqu'à M2 ; lobe anal clair. Hypopyge mâle : fig. 774, 785, 795. Sud des États-Unis ..... ***samiri*** (Khalaf)

— Ailes fortement brunies à l'apex, tache apicale ne dépassant pas M1 ; lobe anal enfumé **11**

11. — Apicule antennaire brun. Hypopyge mâle : fig. 775, 782, 794. Brésil ..... ***lauroi*** (Lane)

— Apicule antennaire blanc. Hypopyge mâle : fig. 773, 781, 798. Brésil ..... ***spinosus*** n. sp.

Source : MNHN, Paris

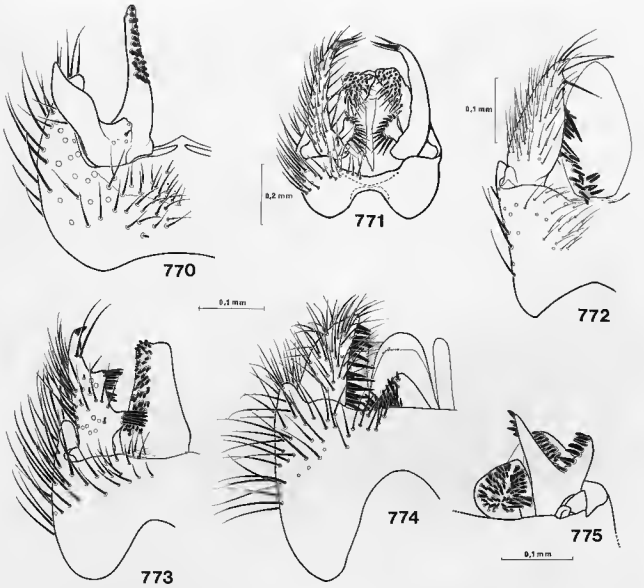


FIG. 770-775. — Hypopyge mâle des *Neoceroplatus*, vue ventrale (holotypes) : 770, *N. dissimilis* n. sp. ; 771, *N. delamarei* Mal. ; 772, *N. monostylus* n. sp. ; 773, *N. spinosus* n. sp. ; 774, *N. samiri* (Khalaf) ; 775, *N. lauroi* (Lane), apex du synsclérite, tubercule gonocoxal et gonostyle (préparation microscopique de Lane ; soies ordinaires non représentées). Fig. 771 d'après Matile (1982b).

Neoceroplatus minimax (Edwards)

Ceroplatus minimax Edwards, 1934a : 358.

Néotype mâle. — Conforme en tous points à la description d'EDWARDS, sauf la taille plus petite (longueur de l'aile : 3 mm) et le scutum portant trois bandes longitudinales rousses bien distinctes, surtout en vue postérieure. Ocelles latéraux distants de la marge oculaire par près de deux fois leur propre diamètre, ocelle médian punctiforme. Sillon frontal mousse, tubercules frontaux faibles. Apicule antennaire long. Thorax : fissure anépisternale quasi invisible. Aile (fig. 758-759) : costale dépassant largement l'apex de R5 ; base de Rs subtransverse. Fusion radiomédiane de même longueur que le pétiole de la fourche médiane. M2 et M4 largement interrompues avant la marge, de même que l'anale. M4 également interrompue à la base. Hypopyge

Source : MNHN, Paris

comme dans la diagnose générique (fig. 760-762, 768, 788, 796, 804).

Panama : Canal Zone, Ft. Clayton, 18.12.1944 (*K. E. Frick*) ; déposé dans les Collections de la Californian Academy of Sciences, San Francisco. L'holotype a été capturé au Costa Rica, Ferme La Caja, à 8 km à l'Ouest de San José. La localité du néotype est distante d'un peu plus de 500 km de la localité-type.

Neoceroplatus samiri (Khalaf), **n. comb.**

Keroplatus (K.) samiri Khalaf, 1971 : 13.

Redescription d'après l'holotype et l'allotype, tous deux en préparation microscopique, en outre la femelle traitée à la potasse.

♂♀. — Longueur de l'aile : 3,5 mm. Tête : occiput brunâtre, calus ocellaire noir. Ocelle médian non punctiforme, ocelles latéraux séparés de la marge oculaire par environ leur propre diamètre, à ce niveau une bande brune. Front jaune-brunâtre. Antennes brunâtres, le scape assombri ventralement. Macrochètes antennaires dorsaux courts, ventraux très courts ; apicule terminal long, blanc. Face, trompe et palpes jaunes, le dernier palpomère allongé, pointu, un peu plus court que la face et le clypéus ensemble.

Thorax : prothorax jaune-roux, épisterne et épimère bruns, ainsi que le prosternum sur la ligne médiane. Scutum jaune-roux, marqué de deux bandes discales réunies en V, brunes, et de deux bandes latérales plus larges, brunes également. Scutellum jaune, roux sur le disque, celui-ci cilié. Médiotergite brunâtre. Anépisterne avec une douzaine de soies dorsales. Pleures jaunes, sauf l'anépisterne et la moitié ventrale du katépisterne, bruns, ainsi que le latérotergite sauf la marge antérieure, qui est jaune. Pattes jaunes. Hanches I avec une faible tache médiane brune. Hanches II avec une forte tache brune au tiers basal, l'apex largement bruni. Hanches III à face externe brunie sur tout le tiers apical, la coloration brune se prolongeant en arrière sur la moitié postérieure de la face externe et la face postérieure. Fémur I jaune, II avec un étroit anneau basal brun, III avec un faible anneau basal et un large anneau médian. Tibias et tarses jaunes. Protarse I (oblique dans la préparation), plus long que 1,5 fois le tibia mais n'atteignant pas le double. Éperon I double de la largeur apicale du tibia, externe II un peu plus long, externe III subégal. Éperons internes II-III atteignant près du triple de cette largeur. Ailes différant de *N. minimax* (fig. 759) par le lobe anal en grande partie hyalin, ainsi que la cellule sous-costale. M2 et M4 moins largement interrompues à l'apex. Fusion radiomédiane subégale au pétiole de la fourche. Balanciers à pédicelle jaune et capitule brun.

Abdomen mâle : tergite I jaune, bruni sur le disque. Tergites II-VI bruns, avec une bande apicale jaune très fortement élargie en triangle ventralement. Tergite VII brun, un peu plus clair à l'apex. Sternite I jaune, une faible tache apicale brune ; sternites II-III avec une forte tache préapicale, IV-VI jaune-roux, VII brun. Femelle : coloration brune plus étendue d'après Khalaf.

Hypopyge mâle (fig. 774) brunâtre. Tergite IX (fig. 795) à peine encoché à la base, plus fortement à l'apex, d'où dépassent des cerques courts. Synsclérite gonocoxal très fortement encoché à la marge basale, l'encoche atteignant, sur la ligne médiane, les deux tiers de la longueur externe du synsclérite. Bord apical très faiblement émarginé pour le logement des gonostyles. Gonostyles (fig. 785) à insertion latérale, divisés en trois lobes, le dorsal entièrement dissimulé en vue ventrale par les deux autres, ventraux. Lobe ventral externe massif, portant de fortes épines à la marge interne, et rebordé dorsalement en une dent triangulaire très sclérifiée ; lobe ventral interne presque entièrement dissimulé par le synsclérite gonocoxal, spinuleux à l'apex. Lobe dorsal petit, allongé, portant des spinules courtes sur les deux tiers apicaux de la face ventrale (fig. 785a). Tubercule gonocoxal court, triangulaire, spinuleux ventralement. Phallosome dépassant le niveau de l'apex des cerques, peu sclérifié sauf à l'apex, face ventrale non modifiée.

Ovipositeur femelle invaginé, peu visible, de type *delamarei* ; cerques courts, jaunes.

Neoceroplatus arnaudi n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3 mm. Tête : occiput jaune-brunâtre, plus sombre en arrière des calus. Ocelle médian punctiforme et sans calus distinct, ocelles latéraux chacun sur un calus noir, éloignés de la marge oculaire par un peu plus de leur diamètre, à ce niveau une faible bande brune. Front jaune. Antennes : scape et

Source : MNHN, Paris

pédicelle brunâtres, flagelle jaune-brunâtre, dernier flagellomère plus clair dans sa moitié apicale, apicule bien développé, blanc, atteignant environ la moitié de la longueur de l'article. Macrochètes dorsaux courts, ventraux très courts. Face légèrement brunie, trompe et palpes jaunes, le dernier palpomère allongé, mince et pointu à l'apex, environ aussi long que la face et le clypéus ensemble.

Thorax : prothorax jaune-roux, épisterne et épimère brunis. Scutum roux, des traces très indistinctes de trois bandes longitudinales plus sombres. Scutellum roux, la marge apicale un peu plus sombre, soies discales peu nombreuses. Médiotergite jaune. Pleures jaune-roux, anépisterne en grande partie bruni, ainsi que la marge dorsale et le tiers antéroventral du katépisterne. Latérotergite bruni en haut et en bas. Un groupe de 6-8 soies à l'angle dorsal de l'anépisterne, pas de fissure anépisternale distincte. Pattes jaunes, marquées de brun. Hanches I avec une petite tache externe médiane et une antérieure apicale. Hanches II avec une petite tache externe prémédiane et une externe apicale. Hanches III avec une longue tache s'étendant du milieu à l'apex, sur les deux tiers de la largeur de la face externe. Fémurs brunis à la base, plus faiblement sur le I, III roux le long des bords dorsal et ventral, une tache externe brune, médiane, peu distincte. Protarse I 1,5 fois plus long que le tibia. Éperon antérieur double de la largeur apicale du tibia, externes II-III pas plus longs que cette largeur, internes II-III triples. Ailes différant de *N. minimax* (fig. 759) par la tache apicale élargie à la marge costale, et par M4 plus largement interrompue à la base. Rs presque perpendiculaire à R1. Fusion radiomédiane près de 1,4 fois plus longue que le pétiole de la fourche. Balanciers : pédicelle jaune-roux, capitule brun-noir.

Abdomen : tergite I jaune-roux, II-VII jaune-roux à bande basale brunâtre, peu distincte, mince sur le disque, élargie latéralement. Sternite I jaune-roux, II jaune-roux avec une petite tache apicale brune, III-V indistinctement brunis à la base, suivants jaunes.

Hypopyge (fig. 777) brun, jauni à la base, gonostyles fortement brunis. Tergite IX (fig. 799) très fortement encoché à la base et à l'apex, cerques de longueur moyenne. Synsclérite gonocoxal fortement encoché à la base, moins fortement à l'apex au niveau de l'insertion des gonostyles. Gonostyles divisés en trois lobes, un

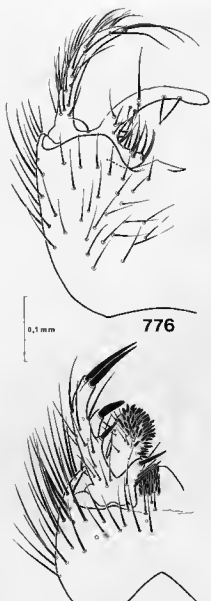


FIG. 776-777. — Hypopyge mâle des *Neoceroplatus*, vue ventrale (holotypes) : 776, *N. paicoenai* (Lane) ; 777, *N. arnaudi* n. sp.

dorsal et deux ventraux, non articulés à la base. Lobe ventral externe muni de deux fortes soies apicales et d'un court processus médian terminé par une forte épine, une spinule plus courte à sa base ; lobe ventral interne court, également avec une épine apicale. Lobe dorsal plus court que le ventral externe mais plus large, muni de nombreuses spinules apicales et internes (fig. 786). Un processus gonocoxal ventral bien développé,

Source : MNHN, Paris

oblique dans le plan dorsoventral, couvert de spinules serrées, relié ventralement au synsclérite par une zone sclérifiée très étroite. Phallosome (fig. 807) très fortement sclérifié, transverse, ne débordant pas de la cavité hypopygiale en arrière, face ventrale plus fortement sclérifiée que la dorsale.

Holotype mâle : Panama, Canal Zone, Ft. Clayton, 18.12.1944 (*K. E. Frick*) ; Californian Academy of Sciences, San Francisco. L'espèce est très amicalement dédiée à mon collègue Paul-Henri ARNAUD, qui me l'a communiquée en même temps que de nombreux autres Keroplatidae.

Neoceroplatus dissimilis n. sp.

Keroplatus (*Neoceroplatus*) *paicoenai* : LANE, 1956 : 122, *non* LANE, 1950a (erreur de détermination).

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3,5 mm. Tête : occiput jaune, deux larges taches grisâtres

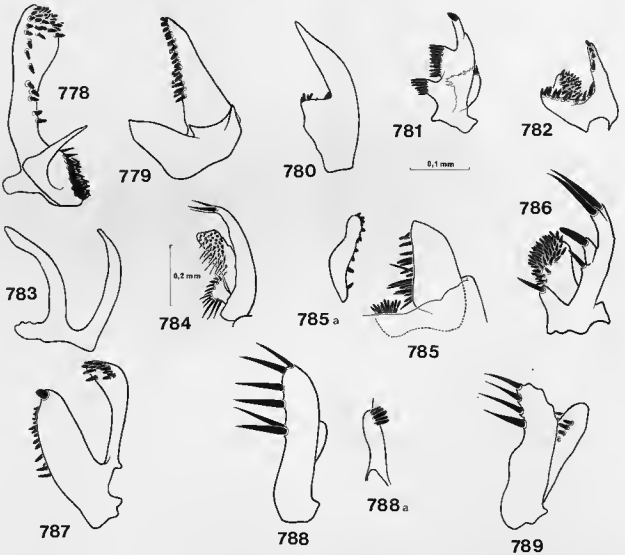


FIG. 778-789. — Gonostyles des *Neoceroplatus* (soies ordinaires non représentées) : 778, *N. dureti* n. sp. ; 779, *N. dissimilis* n. sp. ; 780, *N. monostylus* n. sp. ; 781, *N. spinosus* n. sp. ; 782, *N. lauroi* (Lane) ; 783, *N. paicoenai* (Lane) ; 784, *N. delamarei* Mat. ; 785, *N. samiri* (Khalaf) — a : lobe dorsal ; 786, *N. arnaudi* n. sp. ; 787, *N. punctipes* n. sp. ; 788, *N. minimax* (Edw.) — a : lobe dorsal ; 789, *N. hodeberti* n. sp.
Vue ventrale, sauf fig. 780, latéroventrale. Holotypes sauf fig. 788, néotype. Fig. 784 d'après Matile (1982b). Même échelle pour toutes les figures, sauf fig. 784.

Source : MNHN, Paris

de part et d'autre de la ligne médiane. Trois ocelles, le médian punctiforme et dépourvu de calus distinct, les latéraux chacun sur un calus noir, éloignés de la marge oculaire par environ leur propre diamètre, une faible bande brune à ce niveau. Front jaune-roux, légèrement bruni ventralement. Antennes : scape et pédicelle jaunes, le scape bruni ventralement ; flagelle brunâtre, l'apicule terminal blanc, plus petit que dans les autres espèces du genre. Macrochètes dorsaux moyens, ventraux très courts. Face, trompe et palpes jaunes, le dernier palpomère allongé, pointu, mais un peu plus court que la face et le clypéus ensemble (1,3 : 1,5).

Thorax : prothorax jaune-roux, épisterne et épimère assombris. Scutum brun, portant trois larges bandes rousses bien délimitées, la médiane divisée en deux par une ligne sagittale brune incomplète en arrière. Scutellum jaune-roux, bruni sur le disque, celui-ci cilié. Médiotergite jaune, roux à l'apex. Pleures jaune-roux, anépisterne bruni, katépisterne divisé obliquement en une zone dorsale jaune-roux et une zone ventrale brune ; latérotergite à pruinosité dorée, face externe largement brunie, face ventrale légèrement. Deux ou trois soies à l'angle dorsal de l'anépisterne. Pattes jaunes. Hanches I avec une large tache brune au milieu de la marge externe, l'apex de la face antérieure légèrement bruni. Hanches II largement brunies à l'apex des faces antérieure et externe, une tache externe brune peu après la base. Hanches III à face externe presque entièrement brune, la base largement jaunie, l'apex plus étroitement, coloration brune prolongée plus faiblement sur la face postérieure. Fémur I avec un anneau basal faible et étroit, II avec un anneau plus distinct, III avec un anneau basal étroit et un très large anneau médian. Tibias et tarses jaunes. Protarse 1 1,2 fois la longueur du tibia. Éperon I double de la largeur apicale du tibia, externe II égal à cette largeur, externe III un peu plus court ; éperon interne II double de la largeur apicale du tibia, III dépassant un peu le double. Ailes différant de *N. minimax* (fig. 759) par la tache blanche non prolongée jusqu'à M1. Fusion radiomédiane égale au pétiole de la fourche. Balanciers à pédicelle jaune, capitule brunâtre.

Abdomen : tergite I jaune, II brun avec une large bande apicale jaune se prolongeant par une bande sagittale coupant la zone brune sur toute sa longueur. Tergites III-V bruns, un peu plus clairs sur le disque, avec une large bande apicale jaune s'élargissant ventralement en triangle ; tergites VI et VII bruns. Sternites jaune-roux, I avec une petite tache apicale brune, II-IV avec une tache subapicale brune, celle du IV très faible, V entièrement jaune, VI et VII bruns.

Hypopyge (fig. 770) brun, base des gonocoxopodites jaune, gonostyles fortement brunis. Tergite IX faiblement encoché à la base, fortement à l'apex, d'où dépassent des cerques courts (fig. 792). Synsclérite gonocoxal non encoché à la base, fortement encoché à l'apex, l'échancrure formant un W dans lequel s'insèrent les gonostyles. Gonostyles (fig. 779) formés de deux lobes largement divergents. Lobe ventral très sclérifié, pointu à l'apex, dépourvu de spinules ou de soies différenciées. Lobe dorsal triangulaire allongé, le bord interne bordé de spinules. Pas de processus gonocoxal ventral, mais les apodèmes latéraux réunis sur la ligne médiane à la face ventrale du synsclérite. Phallosome atteignant le niveau de l'apex des cerques, distiphallus volumineux, bilobé dorsalement, seul distinctement sclérifié avec la face ventrale, étroite.

Holotype mâle : Brésil, Est. São Paulo, Ferraz de Vasconcellos, 04.1954 (Lane leg. et det. *paicoenai* Lane). Museu de Zoologia, São Paulo. L'espèce est surtout distincte par l'absence de processus gonocoxal ventral, caractère qu'elle partage avec *N. paicoenai*, dont les gonostyles trilobés et dépourvus de spinules sont cependant bien distincts.

Neoceroplatus dureti n. sp.

Keroplatus (*Neoceroplatus*) *paicoenai* : Lane, 1958 : 147 (néallotype), *non* Lane, 1950a (erreur de détermination).

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3,5 mm. Tête : occiput jaune, bruni en arrière du calus ocellaire. Trois ocelles, chacun sur un calus noir, le calus médian réduit, son ocelle non punctiforme ; ocelle latéral gauche éloigné de la marge oculaire par environ son propre diamètre. L'œil droit présente une légère anomalie de développement et est réduit dorsalement et en arrière ; en conséquence l'ocelle droit (plus grand que le gauche) est éloigné de la marge oculaire par plus de deux fois son propre diamètre. Front roux. Antennes : scape et pédicelle roux, flagelle brun-

Source : MNHN, Paris

noir, les articles terminaux plus clairs, apicule du dernier flagellomère blanc, de longueur moyenne. Macrochètes flagellaires dorsaux et ventraux très courts. Face, trompe et palpes jaunes, dernier palpomère allongé et pointu, aussi long que la face plus le clypéus.

Thorax : prothorax jaune-roux, épisterne et épimère un peu plus sombres. Scutum roux, une bande médiane jaune-roux indécise, vaguement délimitée par deux étroites bandes plus sombres. Scutellum jaune, bruni sur le disque, qui porte des soies. Médiotergite jaune. Pleures jaune-roux, l'anépisterne faiblement bruni, une étroite bande brune, oblique, sur le katépisterne ; latérotergite jaune à pruinosité argentée, bruni postérieurement et dorsalement. Soies anépisternales nombreuses. Pattes jaune-roux. Hanches I avec deux petites taches brunes, l'une au bord antérieur de la face externe un peu avant le milieu, l'autre au milieu du bord apical. Hanches II avec une très faible trace brune au tiers basal, apex des faces antérieure et externe largement bruni. Hanches III avec une bande verticale brune sur plus de la moitié de la face externe, mais marge antérieure de cette face jaune-roux. Fémur I jaune. Fémur II avec un anneau basal brun prolongé par une tache ventrale allongée, moins sombre. Fémur III avec un large anneau prémédian brun. Tibias jaunes, tarses bruns, faiblement et étroitement annelés de jaune aux articulations. Protarse 1 1,3 fois la longueur du tibia. Éperon I inférieur au double de la largeur apicale du tibia, externes II-III aussi longs que cette largeur, interne II 2,5 fois, et interne III presque triple. Ailes différant de *N. minimax* (fig. 759) par le lobe anal et la cellule sous-costale hyalins ; tache apicale plus étroite et interrompue au milieu de l'intervalle R5-M1. Apex de M2 et de M4 plus proche de la marge alaire. Fusion radiomédiane un peu plus longue que le pétiole de la fourche (1,5 : 1,3). Balanciers à pédicelle jaune et capitule roux.

Abdomen : tergites roux sur le disque. Tergite I entièrement jaune latéralement, II roux à la base, jaune à l'apex, III-VI jaunes avec une bande basale rousse, VII entièrement roux. Sternites jaune-roux, I avec une petite tache apicale médiane brune, II avec une tache médiane subapicale en losange et deux petites taches latérales de chaque côté, III-IV avec chacun une tache médiane subapicale, sternites suivants entièrement jaune-roux.

Hypopyge (fig. 769) brun, cerques jaunes, phallosome jaune, légèrement bruni à l'apex. Tergite IX largement mais faiblement encoché à la base et à l'apex, cerques relativement courts (fig. 793). Synsclérite gonocoxal étroitement encoché à la base, très largement à l'apex, le synsclérite formant ainsi un U largement ouvert dans lequel s'insèrent les gonostyles. Gonostyles (fig. 778) divisés en deux lobes. Lobe ventral presque parallèle au synsclérite, dégageant entièrement le lobe dorsal. Lobe ventral triangulaire, marge interne bordée de spinules, et angle externe prolongé en un processus pointu fortement sclérifié. Lobe dorsal bien plus long que le ventral, en forme de massue, spinuleux à l'apex, et portant en outre une rangée ventrale, oblique, de spinules. Processus gonocoxal ventral volumineux, encoché et spinuleux à l'apex, le reste nu ; processus relié à la face ventrale du synsclérite par une aire membraneuse. Phallosome dépassant largement les cerques, atteignant le niveau de l'apex du lobe dorsal des gonostyles, peu sclérifié sauf à l'extrémité, la face ventrale non modifiée, la face dorsale bilobée indistinctement.

Holotype mâle : Argentine, Misiones, Rio Paranai, 13.03.1951 (*P. Duret*), désigné comme néallotype femelle de *N. paicoenai* par LANE. Museu de Zoologia, São Paulo. Cette espèce est dédiée à son inventeur, mon excellent collègue et ami Pedro DURET. *N. dureti* est très particulier par ses gonostyles à lobe dorsal entièrement exposé ventralement, et par l'épine sclérifiée du lobe ventral, caractères qui n'existent nulle part ailleurs dans le genre.

Neoceroplatus hodeberti n. sp.

Ceroplatus (*Neoceroplatus*) *minimax* : LANE, 1948 : 440, *non* EDWARDS, 1934a (erreur de détermination).

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3,7 mm. Tête : occiput jaune-brunâtre. Trois ocelles, chacun sur un calus noir, le médian punctiforme, les externes éloignés de la marge oculaire par environ leur propre diamètre, sans trace brune sur cette distance. Front jaune. Antennes jaune-brunâtre, le scape et le pédicelle un peu plus sombres, l'apicule terminal blanc. Macrochètes dorsaux courts, quelques macrochètes ventraux

Source : MNHN, Paris

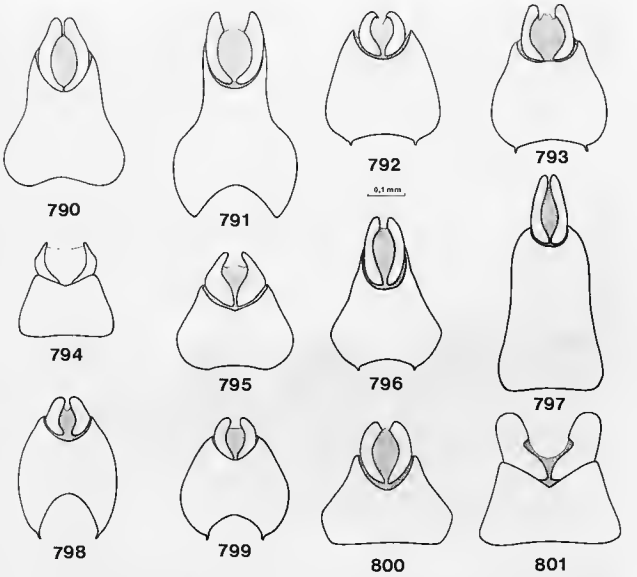


FIG. 790-801. — Tergite IX et cerques des *Neoceroplatus* (ciliation non représentée) : 790, *N. punctipes* n. sp. ; 791, *N. hodeberti* n. sp. ; 792, *N. dissimilis* n. sp. ; 793, *N. dureti* n. sp. ; 794, *N. lauroi* (Lane) ; 795, *N. samiri* (Khalaf) ; 796, *N. minimax* (Edw.) ; 797, *N. monostylus* n. sp. ; 798, *N. spinosus* n. sp. ; 799, *N. arnaudi* n. sp. ; 800, *N. delamarei* Mat. ; 801, *N. paicoenai* (Lane).
Holotypes, sauf fig. 796, néotype.

très courts. Face et palpes jaunes, le dernier palpomère allongé, pointu, aussi long que l'ensemble face + clypéus.

Thorax : prothorax jaune-roux dorsalement, épimère et épisterne plus sombres, prosternum jaune. Scutum jaune-roux, deux bandes discales plus sombres très indécises, interrompues en avant. Scutellum jaune-roux, plus sombre sur le disque, des soies discales dispersées. Médiotergite jaune. Pleures : anépisterne brun, le reste jaune sauf la moitié inférieure du katépisterne, brunie en oblique ; latérotergite à pruinosité argentée, les soies limitées à sa moitié postérieure. Angle dorsal de l'anépisterne avec 4-5 microchètes, pas de soies métépisternales. Soies prostigmatiques sombres et hérissées. Pattes jaunes. Hanches I avec une tache médiane brune sur le bord externe, apex de la face antérieure distinctement bruni. Hanches II avec une tache punctiforme à l'apex du tiers basal, face antérieure brunie

Source : MNHN, Paris

à l'apex et sur une bande médiane s'étendant sur la moitié apicale. Hanches III brunies sur les deux tiers apicaux de la face externe, mais le bord antérieur de cette face entièrement jaune. Fémur I légèrement bruni à la base de la face externe, fémur II fortement mais étroitement bruni à la base, fémur III plus faiblement et avec une faible tache externe brune au tiers basal. Protarses jaunes, brunis á l'apex, articulation jaune. Tarsomères suivants bruns, articulations jaunes. Protarse I 1,5 fois plus long que le tibia. Éperon I et externe II atteignant prés du double de la largeur apicale du tibia, externe III dépassant de peu cette largeur. Éperons internes II-III triples de la largeur apicale des tibias correspondants. Aile différant de *N. minimax* (fig. 759) par sa coloration nettement plus sombre, tache apicale plus étroite ; M2, M4, Cu1b et anale plus largement interrompues avant la marge, aussi M4 plus largement coupée á la base. Fusion radiomédiane plus longue que le pétiole de la fourche (2 : 1,4). Balanciers à pédicelle jaune et capitule brun.

Abdomen : tergite I jaune-roux, II jaune-roux avec deux grandes taches basales plus sombres, à limites indécises ; tergites III á V bruns á bande apicale jaune-roux, VI brun, VII jaune-roux á bande transversale submédiane brune. Sternites jaunes, les II-IV avec une petite tache brune médiane, subapicale, ovale.

Hypopyge (fig. 767) roux, apex du tergite IX bruni, ainsi que le lobe ventral des gonostyles et surtout l'apex de la face ventrale du phallosome. Tergite IX (fig. 791) peu encoché á la base et á l'apex, les cerques, allongés, le dépassant largement. Gonocoxopodites fortement encochés á la

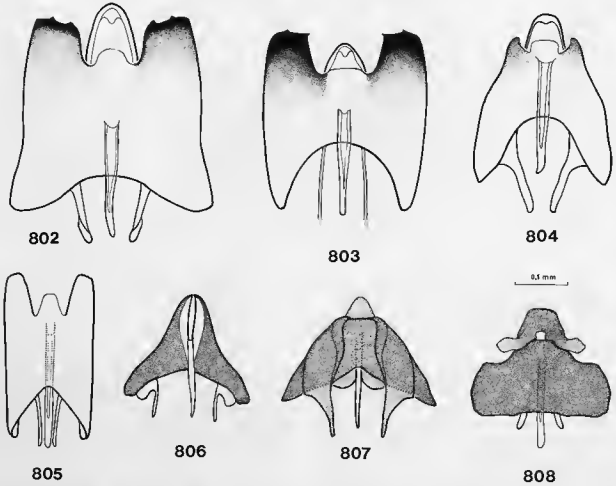


FIG. 802-808. — Phallosome de quelques *Neoceroplatus* : 802, *N. hodeberti* n. sp. ; 803, *N. punctipes* n. sp. ; 804, *N. minimax* (Edw.) ; 805, *N. monostylus* n. sp. ; 806, *N. lauroi* (Lane) ; 807, *N. arnaudi* n. sp. ; 808, *N. spinosus* n. sp. Holotypes, sauf fig. 804, néotype.

Source : MNHN, Paris

base et à l'apex, le synsclérite formant ainsi un U où viennent s'encastrer les gonostyles. Gonostyles (fig. 789) bilobés. Lobe ventral plus long que le lobe dorsal, qu'il dissimule presque entièrement ; tiers apical portant de nombreuses soies longues et épaisses. Lobe court, ovale, portant au milieu de la marge interne un groupe de fortes spinules. Processus gonocoxal ventral large, encoché à l'apex, couvert ventralement de spinules, uni au synsclérite sur toute la largeur ; apodèmes latéraux larges et dédoublés. Phallosome dépassant largement en arrière des cerques, bien sclérifié dorsalement, mais surtout ventralement, où il forme une large lame dont le bord apical, noir, est fortement échancré au milieu (fig. 802) ; non bilobé dorsalement.

Holotype mâle : Brésil, Est. Goias, Corumba, 11.1945 (*M. P. Baretto*), J. LANE det. *minimax* Edw. Museu de Zoolgia, São Paulo. L'espèce est amicalement dédiée à M. Gilbert HODEBERT, dessinateur au Laboratoire d'Entomologie du Muséum, en remerciement du talent avec lequel il a illustré la majeure partie de la présente monographie. *N. hodeberti* est surtout proche de *N. punctipes* n. sp., avec lequel il partage le caractère, unique chez les Keroplatidae, de la lame ventrale sclérifiée du phallosome.

Neoceroplatus monostylus n. sp.

Ceroplatus (*Neoceroplatus*) *minimax* : LANE, 1956 : 122 (*pro parte* : exemplaire du Pérou), *non* EDWARDS, 1934a (erreur de détermination).

Holotype mâle. — Longueur de l'aile (déchirée à l'apex) : environ 2,8 mm. Tête : occiput brun-roux, jauni le long des marges oculaires et sur la ligne sagittale. Trois ocelles, chacun sur un calus noir, ocelle médian non punctiforme, ocelles latéraux éloignés de la marge oculaire par environ leur propre diamètre. Antennes jaune-brunâtre, apicule terminal blanc. Macrochètes flagellaires dorsaux courts, ventraux très courts. Front jaune. Face, trompe et palpes jaunes, dernier palpomère allongé, pointu, aussi long que l'ensemble face- + clypéus.

Thorax : prothorax roux. Scutum et scutellum uniformément roux, des soies scutellaires discales. Médiotergite jaune-roux. Pleures jaune-roux, anépisterne et tiers inférieur du katépisterne plus sombres, latérotergite jaune-brunâtre, sauf une large tache jaune qui occupe la plus grande partie de la face externe ; métépisterne jaune. Pattes jaunes. Hanches I avec une faible tache prémédiane brune sur la face externe, apex non bruni. Hanches II avec une faible tache prémédiane, l'apex faiblement bruni. Hanches III avec une large bande verticale brune couvrant les deux tiers apicaux de la face externe, mais la marge antérieure de cette face jaune. Fémur I jaune, fémur II avec un étroit anneau brun juste après la base, fémur III avec un étroit anneau basal et un large anneau médian. Tibia et protarse III (seuls restants) jaunes. Éperon externe III aussi long que la largeur apicale du tibia, interne atteignant près du triple de cette largeur. Ailes différant de celles de *N. minimax* (fig. 759) par la marge postérieure non brunie et la cellule sous-costale entièrement claire. Fusion radiomédiane un peu plus courte que le pétiole de la fourche médiane (I : 1,3). Balanciers à pédicelle jaune et capitule roux.

Abdomen : tergites roux, indistinctement jaunis à l'apex, sternites jaunes.

Hypopyge (fig. 772) roux, tergite IX, phallosome et gonostyles brunis. Tergite IX non échancré à la base, légèrement échancré à l'apex, d'où dépassent largement des cerques allongés (fig. 797). Synsclérite gonocoxal échancré à la base, mais non à l'apex (fig. 772). Gonostyles (fig. 780) non divisés en deux lobes distincts, larges dans la moitié basale, puis très fortement rétrécis en pointe. De fortes soies noires le long de la marge interne et un groupe de spinules dorsales à l'apex de la partie large. Processus gonocoxal ventral large, ne portant de groupes de spinules que dans sa moitié ventrale, et à ce niveau entrant en contact avec le synsclérite. Phallosome moyennement sclérifié, la face ventrale davantage que la dorsale, ne dépassant pas l'apex des cerques. Face ventrale profondément échancrée à l'apex, formant ainsi un lobe de chaque côté du processus gonocoxal (fig. 805).

Holotype mâle : Pérou, Iquitos, 03-04.1931 (*R. C. Shannon*), J. LANE det. *minimax* Edw. Museu de Zoologia, São Paulo. Cette espèce est particulièrement distincte par ses gonostyles non bilobés ou trilobés ; ce caractère la différencie de toutes les autres espèces du genre.

Source : MNHN, Paris

Neoceroplatus punctipes n. sp.

Ceroplatus (*Neoceroplatus*) *minimax* Edw., var. ? : Edwards, 1941b : 304.

Cette espèce est fondée sur le spécimen brésilien mentionné par Edwards (1941b) comme différant de *N. minimax* par plusieurs caractères de coloration. Edwards avait á l'époque renvoyé l'holotype de cette espèce du Costa Rica au Musée de Hambourg et ne pouvait se prononcer avec certitude sur le statut de son exemplaire du Matto Grosso. Celui-ci est cependant muni á l'heure actuelle d'une étiquette type du British Museum et d'un nom manuscrit, que j'ai choisi de conserver. L'auteur britannique avait donc sans doute bien pensé finalement qu'il s'agissait d'une espéce distincte.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3 mm. Tête : occiput brunâtre, jauni le long de la marge oculaire et sur la ligne sagittale. Trois ocelles, chacun sur un calus noir. Le médian non punctiforme, les latéraux éloignés de la marge oculaire par un peu plus de leur propre diamétre, á ce niveau une marque brune indistincte. Front jaune, marqué de brun au milieu et le long de la marge ventrale. Antennes brun-jaunâtre, apicule terminal blanc. Macrochétes antennaires dorsaux courts, ventraux très courts. Face et clypéus jaune-brunâtre. Trompe et palpes jaunes, ces derniers allongés et pointus, de même longueur que l'ensemble face + clypéus.

Thorax : prothorax jaune dorsalement, épisterne et épimére plus sombres, prosternum jaune. Scutum roux, une bande sagittale plus claire presque complète, et deux bandes latérales réduites au tiers postérieur du scutum. Scutellum jaune, roux sur le disque, qui porte de nombreuses soies. Médiotergite jaune, une petite bande médiane sombre. Pleures jaunes marqués de brun. L'holotype est monté latéralement et l'épingle couvre presque toute cette zone, mais la partie ventrale du katépisterne et la partie postérieure du latérotergite sont brunes. Pattes jaunes. Hanches I avec une nette tache brune aprés le milieu du bord externe, apex de la face antérieure étroitement bruni. Hanches II avec une petite tache ronde au niveau du tiers basal de la face antérieure, apex de cette face également bruni, la coloration brune remontant au milieu presque jusqu'á la moitié de la longueur de la hanche. Hanches III fortement brunies sur plus de la moitié apicale de la face externe, mais le bord antérieur de cette face jaune. Fémur I légérement bruni à la base, une très faible tache ventrale un peu avant le milieu. Fémur II étroitement mais distinctement bruni á la base, une tache ventrale avant le milieu. De même pour le fémur III, mais la tache prémédiane plus grande et s'étendant sur la face externe. Protarses brunis à l'apex et à l'articulation, tarsomères suivants bruns, étroitement jaunis aux articulations. Protarse I 1,5 fois plus long que le tibia. Éperon I plus long que la largeur apicale du tibia, mais n'en atteignant pas le double. Éperons externes II-III subégaux à la largeur apicale des tibias correspondants, internes II-III triples de cette largeur. Ailes différant de celles de *N. minimax* (fig. 759) par le lobe anal presque entiérement hyalin, la tache apicale blanche communiquant avec la tache précédente par une bande blanche le long de M1. Fusion radiomédiane presque triple de la longueur du pétiole de la fourche médiane. Balanciers á pédicelle jaune et capitule brun.

Abdomen : tergite I brun-roux, II-VII brun-roux avec une bande apicale jaune surtout distincte latéralement. Sternites jaunes, I avec une petite tache apicale médiane brune, les suivants avec une tache préapicale, VI avec une tache médiane, VII brunâtre.

Hypopyge (fig. 766) jaune marqué de brun : tergite IX et synsclérite gonocoxal bruns apicalement, jaunes basalement. Lobe externe des gonostyles brun, apex de la face ventrale du phallosome trés fortement bruni. Tergite IX faiblement encoché à la base et à l'apex, dont les cerques dépassent largement (fig. 790). Synsclérite gonocoxal peu encoché à la base mais trés fortement á l'apex, formant ainsi un U largement ouvert dans lequel s'insérent les gonostyles. Gonostyles bilobés, le lobe ventral bien plus court que le dorsal, qui est visible ventralement sur presque toute sa longueur (fig. 787). Marge interne du lobe ventral portant de nombreuses épines fortes, apex avec une épine grosse et courte. Lobe dorsal en massue, la partie élargie portant de fortes spinules. Processus gonocoxal portant ventralement une bande sagittale de fortes épines ; processus au contact de la face ventrale du synsclérite. Phallosome long, mais ne dépassant pas l'apex des cerques. Distiphallus faiblement sclérifié, au contraire face ventrale du

Source : MNHN, Paris

phallosome très fortement sclérifiée, surtout à l'apex, élargie en lame échancrée apicalement sur la ligne médiane (fig. 803) ; dorsalement non bilobé.

Holotype mâle : Brésil, Matto Grosso, Salobra, 07.1939 (*Exp. CZB*), F. W. EDWARDS det. *punctipes* n. sp. (nom manuscrit). British Museum (Nat. Hist.), Londres. Étroitement alliée à *N. hodeberti* par la lame ventrale du phallosome, cette espèce se caractérise surtout par la longueur de sa fusion radiomédiane.

Neoceroplatus spinosus n. sp.

Neoceroplatus minimax : LANE, 1956 : 122, (*pro parte* : exemplaire d'Agua Funda), non EDWARDS, 1934a (erreur de détermination).

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3 mm. Tête : occiput jaune-brunâtre. Trois ocelles, placés chacun sur un calus distinct ; ocelles latéraux éloignés de la marge oculaire par un peu plus de leur propre diamètre, cette distance étant occupée par une bande brune indécise. Ocelle médian plus petit que les latéraux mais non punctiforme. Front jaune-brunâtre. Antennes : scape et pédicelle brun-jaunâtre, flagelle brun, apicule terminal blanc. Macrochètes flagellaires dorsaux courts, pas de macrochètes ventraux. Trompe et palpes jaunes, ces derniers allongés, pointus, le dernier palpomère aussi long que l'ensemble face + clypéus.

Thorax : prothorax jaune-blanchâtre, sauf le prosternum, jaune. Scutum uniformément jaune-blanchâtre, ainsi que le scutellum, celui-ci avec un groupe de soies discales. Médiotergite jaune. Sclérites pleuraux jaune sombre, latérotergite à pruinosité cendrée. Angle dorsal du mésépisterne portant deux ou trois microchètes. Pas de soies métépisternales, soies latérotergales longues, limitées à la moitié postérieure. Pattes jaunes sombres. Hanches I avec une tache médiane nette sur le bord externe, apex de la face antérieure indistinctement assombri. Hanches II avec une petite tache au tiers antérieur du bord externe, face antérieure brune sur presque toute la moitié apicale. Hanches III brunies sur la moitié postérieure de la face externe. Fémur II bruni à la base, également une tache ventrale un peu avant le milieu, fémur III de même, mais les marques brunes plus étendues. Protarse I 1,4 fois plus long que le tibia. Éperons I et externes II-III atteignant la largeur apicale des tibias correspondants, internes II-III triples de cette longueur. Ailes différant de celles de *N. minimax* (fig. 759) par la première tache costale blanche prolongée jusqu'au bord costal et au contraire n'atteignant pas la fusion radiomédiane. M2 se terminant avant la marge alaire par une distance égale à celle en séparant M4. Fusion radiomédiane plus courte que le pétiole de la fourche médiane (1,2 : 2). Balanciers à pédicelle jaune et capitule brun.

Abdomen : tergites brun-roux, indistinctement jaunis à l'apex, plus nettement au niveau de la marge ventrale. Sternites jaunes.

Hypopyge (fig. 773) brun. Tergite IX profondément échancré à la base, ainsi qu'à l'apex pour le logement des cerques, lesquels en dépassent à peine (fig. 798). Gonocoxopodites également très profondément échancrés à la base. Gonostyles (fig. 781) divisés en deux lobes, l'un, ventral, dissimulant entièrement l'autre, dorsal, qui n'est bien visible qu'en vue caudale. Lobe ventral bien sclérifié, large dans les deux tiers basaux, où il porte deux groupes serrés d'épines, rétréci dans le tiers apical, qui se termine par une grosse épine courte. Lobe dorsal mince, peu sclérifié, jaune, barré dans son tiers préapical par un éventail oblique de spinules. Processus gonocoxal presque aussi long que le lobe ventral des gonostyles, couvert de spinules sur toute sa face ventrale. Processus relié ventralement au synsclérite par une aire membraneuse. Phallosome long, dépassant l'apex des cerques, le distiphallus pointu, unilobé et fortement sclérifié, la face ventrale du phallosome entièrement et fortement sclérifiée, en forme d'étrier dilaté au milieu (fig. 808).

Holotype mâle : Brésil, Est. de São Paulo, Agua Funda, 5.05.1955 (*P. Forattini*), J. LANE det. *minimax* Edw. Museu de Zoologia, São Paulo. Par la face ventrale en étrier sclérifié du phallosome, *N. spinosus* se rapproche de *N. lauroi*, dont il se distingue par ses gonostyles bilobés à ornementation spinuleuse très caractéristique.

Source : MNHN, Paris

Genre Paracerotelion Matile

Paracerotelion Matile, 1974b : 514. Espèce-type : *Paracerotelion flavicauda* Matile, 1974b, par désignation originale.

Ce genre a été proposé pour une espèce d'Afrique du Sud différant notamment de *Cerotelion* par la présence de soies stigmatiques antérieures et postérieures, le sillon frontal très profond, le tubercule frontal cilié, la face moins large, l'anépisterne plus longuement cilié, les griffes épaisses et les nervures C et R5 plus courtes.

♂ (habitus : fig. 809). — *Tête* (fig. 810-811) ovoïde, aplatie, bien plus large que haute. Occiput couvert de courtes soies couchées, les préoculaires un peu plus longues que les autres. Trois ocelles, les latéraux de grande taille, le médian punctiforme. Ocelles latéraux disposés chacun sur un calus distinct, très bien délimité, grand, dénudé. Ocelle médian sur un petit calus situé non pas en avant, mais entre les calus ocellaires latéraux, ce calus bien moins élevé que les latéraux, prolongé en arrière par un sillon très distinct mais n'atteignant pas le foramen magnum. Ocelles latéraux éloignés de la marge oculaire par environ leur propre diamétre. Yeux grands, occupant près des deux tiers de la face latérale de la tête, largement encochés au-dessus du niveau de la base des antennes ; pilosité de longueur moyenne. Front en forme de M, calus frontaux grands et bien soulevés, très profondément séparés par le sillon frontal, celui-ci prolongé par un long tubercule frontal s'étendant sur toute la longueur de la fosse antennaire et portant sur presque toute cette longueur deux rangées latérales de microchètes. Antennes de 2+14 articles. Scape et pédicelle en entonnoirs prolongés par un bec ventral, celui du pédicelle très court. Flagelle élargi et aplati, pédoncules des flagellomères submédians, très courts, sauf le premier. Dernier flagellomère pas plus long que large, encoché dorsalement à l'apex, de sorte que

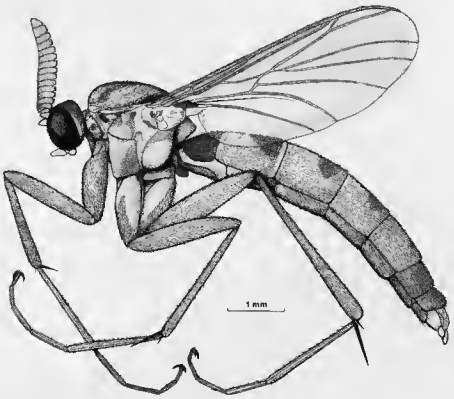


Fig. 809. — *Paracerotelion flavicauda* Mat., habitus du mâle.

Source : MNHN, Paris

ventralement se trouve un petit apicule arrondi comme chez *Keroplatus*. Des macrochètes dorsaux assez longs, entremêlés de courts ; des macrochètes ventraux débordant légèrement sur la face interne, les trois derniers flagellomères portant également quelques internes discaux ; quelques macrochètes externes, plus nombreux sur les flagellomères 8 à 14, absents sur le premier et le second. Face de largeur moyenne, peu sclérifiée, ses limites imprécises, dénudée. Clypéus petit, saillant mais ne dépassant pas le bord antérieur des yeux, et portant quelques soies dorsales. Trompe courte, ne dépassant pas ventralement le bord inférieur des yeux. Labre et hypopharynx bien sclérifiés. Labelles petites, en lamelle arrondie, membraneuse à la face interne. Palpes de 1+2 articles (et non uniarticulés comme je l'avais écrit en 1974) ; palpifère et premier palpomère de même taille, petits, ciliés ventralement. Dernier palpomère grand, dressé en avant, sa longueur atteignant environ la moitié de celle de la face et du clypéus ensemble. Face externe ciliée, face interne membraneuse, portant quelques sensilles apicales.

Thorax (fig. 812). — Prothorax peu rétréci dorsalement. Prosternum légèrement saillant en avant ventralement, cilié sur presque toute sa surface. Angle postéroventral du proépimère situé au-dessous de la suture anapleurale. Scutum peu bombé, uniformément recouvert de

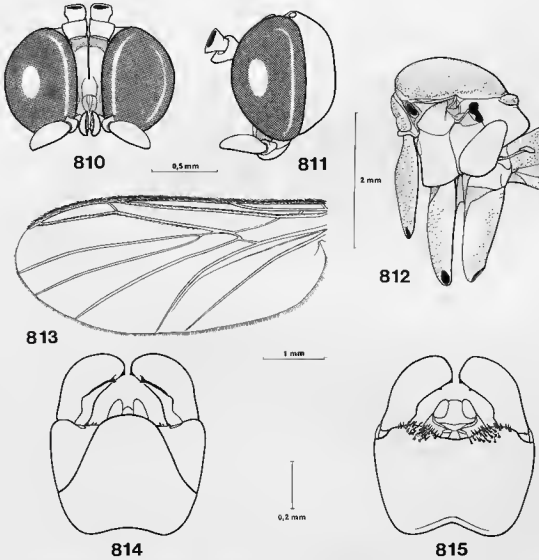


FIG. 810-815. — *Paracerotelion flavicauda* Mat. : 810, Tête, vue frontale ; 811, d°, vue latérale ; 812, thorax, hanches et segment abdominal I, d° ; 813, aile, face dorsale ; 814, hypopyge mâle, vue dorsale ; 815, d°, vue ventrale.

Source : MNHN, Paris

courtes soies couchées, les latérales et les présutellaires plus longues. Scutellum de taille moyenne, semi-circulaire, nu sur le disque, portant de nombreuses soies marginales courtes. Médiotergite peu élevé, fortement anguleux, dépassant légèrement le niveau de l'apex du scutellum. Bande membraneuse sous-scutellaire très réduite. Pas de soies scabellaires. Pleures dénudées sauf le proépisterne, longuement hérissé de soies, et l'anépisterne, largement ciliés dans l'angle dorsal et la partie dorsale de la marge antérieure. Des soies prostigmatiques antérieures et postérieures distinctes de la villosité. Une fissure anépisternale longue et étroite. Métépimère fortement rétréci dans son tiers ventral. Suture médiopleurale peu sinueuse, fosse médiopleurale très faible. Latérotergite fortement saillant au-dessus du métépisterne, son grand axe très oblique. Métépisterne moins élevé en avant qu'en arrière.

Pattes. — Hanches longues, subégales (fig. 812). Hanches I ciliées à la face antérieure et à la face externe, pas de soies postérieures apicales. Hanches II ciliées sur la moitié apicale de la face antérieure et environ les deux tiers apicaux de la face externe. Hanches III avec des soies sur la face externe, sauf dans la partie antérodorsale. Pas de soies postérieures II-III. Fémurs normaux, à pilosité couchée, les soies ventrales pas plus longues que les dorsales. Pas de bandes dénudées distinctes. Tibias régulièrement épaissis de la base vers l'apex. Microchétes irrégulièrement disposés, sauf sur environ les deux tiers de la face externe des tibias II. Tibia I sans zone sensorielle mais avec un petit peigne hyalin. Tibia II avec un peigne postérieur et un petit peigne entre les éperons. Tibia III avec la série complète des trois peignes. Éperons 1 : 2 : 2. Éperon I environ double de la largeur apicale du tibia, les internes II-III triples de cette longueur, les externes un peu plus longs qu'elle. Tibia I avec quelques macrochétes postérieurs ; tibias II-III avec des dorsaux, des antérodorsaux, des antéroventraux, des ventraux et des postérieurs. Tarses de longueur moyenne, les microchétes en rangées régulières. Protarse 1 de même longueur que le tibia, les II et III nettement plus courts. Des rangées ventrales de macrochètes. Griffes très épaisses, finement serrulées ventralement.

Ailes (fig. 813) larges, bien plus courtes que l'abdomen, enfumées, sans taches distinctes. Pas de macrotriches sur la membrane en dehors du champ anal, sauf quelques-uns entre Cu1b et M4. Costale interrompue largement avant l'apex de l'aile, dépassant fortement l'apex de R5. Sc courte, se terminant vers le niveau du milieu de la fusion radiomédiane. Sc2 présente, bien distincte, située environ au milieu de l'intervalle h-Rs. R1 courte, subrectiligne. Rs longue et courbée, oblique. R4+5 rectiligne, formant un angle ouvert avec R5, celle-ci également rectiligne et nettement plus courte que R4+5. R4 présente, oblique, se terminant sur la costale à proximité de l'apex de R1. Fusion radiomédiane courte, pétiole de la fourche médiane très court. M1, M2, M4 et Cu1b atteignant la marge de l'aile. Cu1b peu courbée, Cu2 longue et fine. Anale longue, entière, atteignant la marge.

Ciliation, face dorsale : C, R1, R4+5, R5, moitié basale de l'anale avec quelques soies dispersées. Face ventrale : toutes les nervures nues sauf la costale.

Abdomen allongé, cylindrique aplati. Pas de sclérite supplémentaire entre les sternites I et II. Sept segments et l'apex du VIII visibles avant l'hypopyge.

Genitalia mâles (fig. 814-815). — Tergite IX grand, progressivement rétréci vers l'apex, laissant largement dépasser latéralement et en arrière la face dorsale des gonocoxopodites. Sternite IX disparu ou fusionné. Cerques et hypoproctе petits, ciliés, de même longueur. Gonocoxopodites entièrement fusionnés ventralement, sans sillon sagittal distinct. Marge postérieure portant des soies spiniformes irrégulièrement disposées de part et d'autre du milieu. Gonocoxopodites largement rebordés dorsalement, la face dorsale entièrement ciliée, de même que le pont sclérifié étroit qui relie la face dorsale à la ventrale autour de la base des gonostyles. Ceux-ci à insertion latérale, recourbés en dedans, la moitié apicale élargie. Une dent interne apicale, et une subapicale, courtes et fortement sclérifiées. Phallosome court et très peu sclérifié, le basiphallus membraneux en-dehors des apodèmes.

Femelle, larve et biologie inconnues.

Répartition.— Région afrotropicale (Afrique du Sud).

Matériel examiné. — L'espéce-type.

Source : MNHN, Paris

Genre Placoceratias Enderlein

Placoceratias Enderlein, 1910 : 149. Espèce-type : *Placoceratias bimaculipennis* Enderlein, 1910, par désignation originale.

Enderlein a créé le genre *Placoceratias* pour deux espèces brésiliennes, *P. bimaculipennis* et *fuscithorax*, qu'il ne distingue de *Cerotelion*, dans sa diagnose, que par l'absence de l'ocelle médian. J'ai pu examiner les holotypes de ces deux espèces : *P. fuscithorax* appartient en fait au genre *Setostylus* et c'est un nouveau synonyme de *S. bellulus* (Williston).

Edwards (1925) accepte la validité du genre sans en avoir vu d'échantillon. Il ajoute comme caractère distinctif la ciliation du latérotergite. En 1929, il complète cette diagnose après y avoir inclus *Keroplatus longimanus* Williston, des Caraïbes, et place ce genre, comme tous les *Keroplatini* à antennes non pectinées, dans les sous-genres de *Keroplatus* (Edwards, 1929c). Pour Edwards, les *Placoceratias* sont caractérisés comme suit : microchètes tibiaux disposés en rangées régulières, latérotergite cilié, tibia III avec seulement des soies postérieures, R4 se terminant sur la costale, deux ocelles, face très étroite, tarse antérieur très long, le protarse double du tibia. Cette diagnose demeure valide à ceci près que les tibias III portent quelques macrochètes antérieurs en plus des postérieurs.

Lane (1948, 1950a) conserve à *Placoceratias* le rang subgénérique et décrit trois espèces nouvelles : *P. imitans* et *barettoi*, du Brésil, et *P. uaracui*, du Brésil et de l'Argentine. Papavero (1978) rétablit ce taxon au rang générique, tandis que Matile (1982b) commente brièvement sa répartition géographique et sa phylogénie. Lane (1950a) et Matile (1982b) ont suggéré que *P. longimanus*, *P. barettoi* et *P. imitans* représentaient peut-être une seule et même espèce polytypique. J'ai examiné les holotypes de ces trois taxa sans pouvoir parvenir à une conclusion certaine, d'autant que les genitalia de *P. imitans*, en préparation et fortement écrasés, ne peuvent être démontés sans danger. Il semble cependant que des différences petites, mais nettes, existent entre elles, résidant surtout dans l'ornementation et la forme de l'apodème gonocoxal (fig. 835-841) accessoirement dans la coloration alaire et le nombre de soies métépisternales. Comme par ailleurs deux d'entre elles sont sympatriques au Brésil, je les considère comme valides jusqu'à plus ample informé. Lane (1962) a cité *P. longimanus* du sud du Brésil d'après une femelle de São Paulo. Cet exemplaire existe toujours dans sa collection : il s'agit d'un mâle qui présente de nettes différences de coloration et de genitalia avec *P. longimanus* ; il est décrit plus loin sous le nom de *P. confusus* (bien qu'en 1982 j'avais estimé que ces différences n'étaient pas de nature spécifique).

Il n'existe pas de clé de détermination des *Placoceratias* ; les figures des genitalia mâles données figures 828-841 permettront de séparer toutes les espèces connues, mais j'ai élaboré une clé basée sur les caractères non génitaux, qui permettra une première approximation.

♂♀. — *Tête* (fig. 816-817) arrondie, aplatie d'avant en arrière, un peu plus large que haute. Yeux grands, occupant les trois quarts de la face latérale de la tête, faiblement encochés au-dessus du niveau de la base des antennes ; pilosité courte et serrée. Occiput non saillant au-dessus du bord dorsal des yeux, couvert de courtes soies couchées, les postoculaires un peu plus longues et dressées. Deux ocelles de grande taille, situés sur un calus commun traversé par un sillon sagittal mousse. Ocelles éloignés de la marge oculaire par moins de leur propre diamètre. Front large, un sillon médian profond séparant deux calus latéraux distincts. Sillon frontal prolongé par un tubercule frontal mince, cilié latéralement chez *P. bimaculipennis, confusus, gorgasi, imitans* et *longimanus*, dénudé chez *P. barettoi* et *uaracui*. Antennes : scape et pédicelle discoïdes, tous deux prolongés en avant par un bec cilié peu prononcé. Flagelle (fig. 818) élargi et aplati, formé de 14 articles à pédoncules très courts, sauf le premier. Des macrochètes dorsaux et ventraux, les dorsaux plus longs et plus nombreux que les ventraux. Dernier flagellomère muni d'un apicule portant de tout petits macrochètes coniques (fig. 819). Face étroite, peu sclérifiée, dénudée, parcourue par un net sillon sagittal. Clypéus cilié, saillant par rapport à la face mais ne dépassant pas le bord antérieur des yeux. Labre formant un petit lobe peu sclérifié,

Source : MNHN, Paris

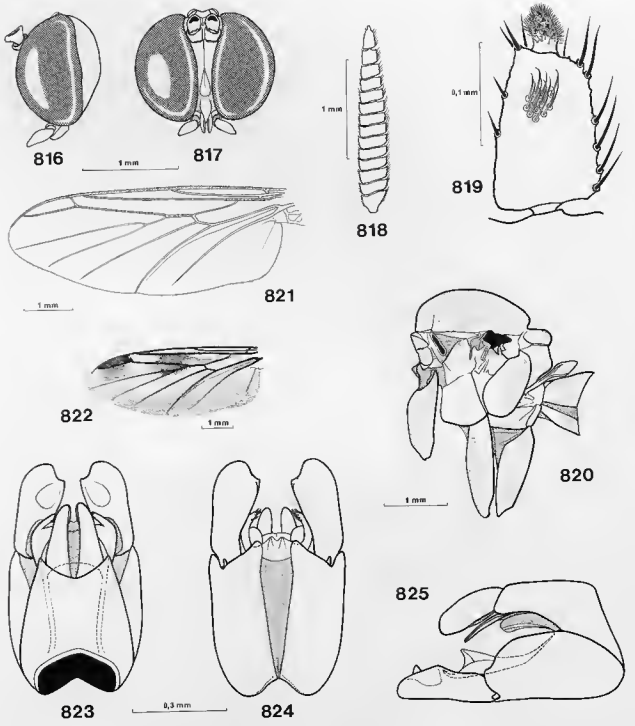


FIG. 816-825. — *Placoceratias bimaculipennis* End. : 816, tête, vue latérale ; 817, d°, vue frontale ; 818, flagelle antennaire ; 819, dernier flagellomère et apicule, vue latérale (seuls quelques microchètes ont été représentés) ; 820, thorax, hanches et segment abdominal I, vue latérale ; 821, aile, face dorsale ; 822 : ornementation alaire ; 823, hypopyge mâle, vue dorsale ; 824, d°, vue ventrale ; 825, d°, vue latérale.

Source : MNHN, Paris

dénudé. Trompe extrêmement réduite, dépassant à peine le bord ventral des yeux. Hypopharynx très court et transverse. Labelles en petite lame portant quelques longues soies externes, membraneuses à la face interne. Palpes allongés, dressés en avant, de 1+2 articles. Palpifère très petit, visible seulement en arrière. Premier palpomère en entonnoir court, deuxième long et dressé. Pas de sensorium en crypte ou en entonnoir sur le deuxième palpomère, mais toute la face interne déprimée et couverte de minuscules écailles transparentes et apiculées (structure fine de la tête examinée seulement sur l'espèce-type).

Thorax (fig. 820) peu arqué. Prothorax petit, postpronotum rétréci sur la ligne médiane ; antépronotum portant quelques soies courtes. Prosternum peu saillant, finement cilié latéralement. Proépimère à angle postérieur situé bien au-dessus de la suture anapleurale. Scutum à pilosité serrée, uniformément répartie, plus longue et plus dressée latéralement et dans la région préscutellaire. Scutellum semi-circulaire, grand, portant une rangée de longues soies marginales et, au-dessus et au-dessous, de nombreuses soies plus courtes, ces dernières moins nombreuses chez *P. barettoi* et *uaracui*. Médiotergite peu élevé, anguleux arrondi à l'apex, dénudé, dépassant légèrement le niveau de l'apex du scutellum. Aire membraneuse sous-scutellaire réduite à une mince bandelette transverse. Pas de soies scabellaires. Pleures dénudées, sauf le proépisterne et le latérotergite, qui portent des soies longues, fines et dressées, celles du latérotergite couvrant environ la moitié postérieure de ce pleurite. Aussi, anépisterne portant un groupe de microchètes à son angle dorsal, de même pour le métépisterne. Une profonde fissure anépisternale. Mésépimère fortement rétréci dans son tiers ventral. Suture médiopleurale fortement anguleuse, fosse médiopleurale bien distincte. Latérotergite fortement saillant au-dessus du métépisterne, son grand axe oblique. Métépisterne nettement plus long que haut.

Pattes. — Hanches I plus courtes que les II-III, ces dernières subégales. Hanche I ciliée sur les faces antérieure et externe et à l'apex de la face postérieure. Hanche II ciliée sur la face antérieure et les deux tiers antérieurs de la face externe ; III ciliée à la face externe sauf à la base et dans la moitié antérieure. Pas de soies coxales postérieures II-III. Fémurs normaux, à pilosité couchée, un peu plus redressée ventralement.

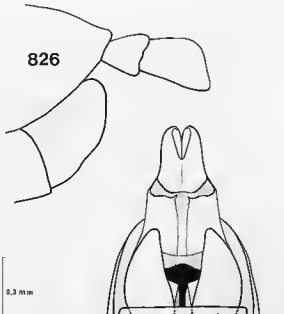


FIG. 826-827. — *Placoceratias bimaculipennis* End., terminalia femelles : 826, vue latérale ; 827, vue ventrale.

Une large bande fémorale dénudée, postéroventrale, réduite à la moitié apicale seulement sur le fémur antérieur. Tibias légèrement et régulièrement élargis de la base vers l'apex, les microchètes disposés en rangées régulières toutes semblables, sauf vers l'apex des tibias II et III, où certaines sont indistinctement plus serrées. Éperons 1 : 2 : 2. Éperon antérieur atteignant entre la moitié et les deux tiers de la longueur des internes, ceux-ci environ doubles de la largeur apicale des tibias correspondants. Tibia II avec un peigne postérieur peu développé, subhyalin, et un petit peigne entre les éperons. Tibia III avec des peignes antérieur et postérieur noirs et de grande taille, et un petit peigne noir entre les éperons. Tibia I dépourvu de macrochètes. Tibia II avec quelques antérodorsaux peu distincts des microchètes et une rangée postérieure de macrochètes forts et régulièrement espacés. Tibia III avec des macrochètes antérieurs peu nombreux et des postérieurs. Tarses : protarse I très allongé, dépassant le double de la longueur du tibia correspondant, le reste du tarse normal. Protarse II un peu plus long que son tibia, III un

Source : MNHN, Paris

peu plus court. Protarses II-III avec des microchètes disposés en rangées régulières et des macrochètes ventraux. Reste des tarses normal. Griffes mâles courtes, épaisses et serrulées ; griffes femelles fines, mais longuement spinuleuses à la base.

Ailes (fig. 821-822) seulement un peu plus longues que l'abdomen, étroites ; vivement maculées chez l'espèce-type (fig. 822), sans taches nettes dans le groupe *longimanus*, sauf chez *P. barettoi*, où elles sont enfumées le long du bord costal. Membrane dépourvue de macrotriches, sauf dans l'aire anale, qui en porte de nombreux, et quelques soies entre CuIb et M4. Costale longue, se terminant juste après l'apex de l'aile, dépassant largement l'embouchure de R5, chez l'espèce-type et *P. uaracui*, nettement avant l'apex chez les autres espèces. Sous-costale longue mais n'atteignant pas le milieu de la marge antérieure, se terminant au niveau de l'apex de la fusion radiomédiane. Sc2 présente et bien sclérifiée, située très peu après la transverse humérale. R1 longue et rectiligne, R4 courte, plus ou moins oblique, se terminant sur la costale à une distance inférieure ou égale à sa propre longueur de l'apex de R1. R4+5 et R5 subrectilignes, formant un angle prononcé, R5 bien plus courte que R4+5. Cellule basale non divisée en deux, base de la médiane absolument invisible. Fusion radiomédiane longue et épaisse, un peu plus longue que le pétiole de la fourche médiane, de même longueur ou un peu plus courte. M2 et M4 interrompues avant la marge de l'aile. CuIb peu courbée, Cu2 longue, fine mais bien sclérifiée. Anale courbée en S aplati, interrompue un peu avant la marge. A2 longue et fine, bien visible.

Ciliation, face dorsale : C, R1, R4+5, R5, frm, quelques cils basaux largement séparés sur l'anale. Face ventrale : C, base de Sc jusqu'à un peu après Sc2, frm, et Rs dans le groupe *longimanus*.

Abdomen mâle de sept segments visibles, plus l'apex du VIII avant l'hypopyge ; cylindrique, progressivement rétréci de la base vers l'apex, le segment VIII atteignant moins de la moitié de la longueur du VII. Femelle : sept segments apparents, les deux premiers subcylindriques, les suivants progressivement aplatis. Pas de sclérite intermédiaire entre les sternites I-II.

Genitalia mâles (fig. 823-825, 828-841). — Hypopyge obligatoirement inversé, face ventrale morphologique en position dorsale. Tergite IX bien développé, trapézoïdal, pourvu de nombreuses soies longues. Sternite IX absent ou fusionné. Cerques bien développés, ciliés à la face externe, aussi longs que les gonostyles chez les espèces du groupe *longimanus*. Hypoprocte petit, bien plus court que les cerques, peu sclérifié, presque membraneux mais cependant bien distinct des zones membraneuses articulaires voisines. Synsclérite gonocoxal presque entièrement séparé en deux ventralement par une zone membraneuse déprimée plus ou moins large. Au bord de cette zone, marge apicale des gonocoxopodites saillant en pointe portant des soies plus serrées que celles du reste du synsclérite. Marge gonocoxale rebordée, visible de part et d'autre du tergite IX, mais pas de pont sclérifié reliant les deux faces du gonocoxopodite autour de la base des gonostyles. Gonostyles à insertion ventrale, simples, allongés, sans dent ni sclérification plus prononcée, mais avec un petit processus apical ou subapical triangulaire chez *P. bimaculipennis* et *uaracui*. Face dorsale, un peu avant l'apex, avec une crypte circulaire ou ovale plus ou moins profonde, dépourvue de macrochètes. Phallosome petit, non prolongé basalement dans le segment VIII. Apodème de l'édéage en arceau élargi en lame à l'apex. Paramères dorsaux réduits, très courts, peu sclérifiés, paramères ventraux courts ou très courts. Apodèmes gonocoxaux au contraire très bien développés, leur moitié apicale élargie en triangle, portant des macrochètes (fig. 835-841). Angle ventral prolongé par un bras courbé portant de petites dents apicales très noires. De plus, chez les espèces du groupe *longimanus*, le côté ventral de l'élargissement apical porte lui aussi de fortes spinules noires. L'apodème gonocoxal est relié à la marge interne à un processus médian très peu sclérifié, quasi-membraneux.

Genitalia femelles (fig. 826-827). — Tergite VIII invaginé, dénudé, membraneux. Sternite VIII grand, entièrement divisé en deux sagittalement, les deux tiers apicaux ciliés, sauf à la marge dorsale, où chaque moitié est membraneuse ; valves hypogyniales bien développées. Segment IX entièrement invaginé dans le VIII, tergite membraneux, sternite bien sclérifié comme chez *Keroplatus* (*cf.* fig. 99). Tergite X petit, cilié à la marge, fortement rebordé ventralement, ne laissant au milieu qu'un étroit espace membraneux représentant sans doute le sternite. Cerques uni-

Source : MNHN, Paris

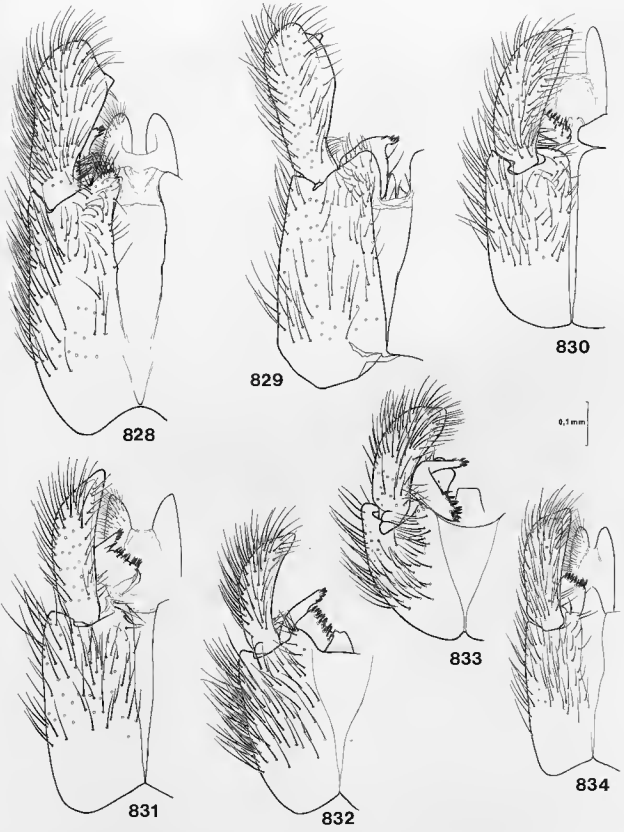


FIG. 828-834. — Hypopyge mâle des *Placoceratias*, vue ventrale : 828, *P. bimaculipennis* End. ; 829, *P. uaracui* (Lane) (holotype) ; 830, *P. longimanus* (Will.) ; 831, *P. imitans* (Lane) (holotype) ; 832, *P. confusus* n. sp. (d°) ; 833, *P. gorgasi* n. sp. (d°) ; 834, *P. barettoi* (Lane) (d°).

Source : MNHN, Paris

articulès, petits, entièrement sèparés dorsalement, reliès ventralement par une étroite bande membraneuse sur les deux tiers de leur longueur. Deux spermathèques allongées et peu sclérifiées. Oviducte médian long et mince, prolongé au moins jusqu'au segment abdominal VI, sans section élargie.

Biologie. — Rien n'a été publié sur la biologie des *Placoceratias*. J'ai trouvé en 1977 des larves de *P. longimanus* tissant des toiles analogues à celles des *Keroplatus* sur des Polyporaceae indéterminés croissant sur des souches tombées, à la Guadeloupe. En raison de mauvaises conditions d'élevage, je n'ai pu récupérer d'exuvies larvaires ni faire d'observations éthologiques.

Répartition. — Région néotropicale, y compris les Antilles, mais sous-région chilienne exclue.

Matériel examiné. — Toutes les espèces décrites, et les deux espèces inédites ci-dessous.

Clé des espèces

1. — Ailes fortement maculées (fig. 822) ; costale se terminant à l'apex de l'aile ; abdomen roux, au plus l'apex des tergites légèrement assombri **2**
   — Ailes au plus enfumées le long du bord costal ; costale se terminant bien avant l'apex de l'aile ; abdomen distinctement annelé **3**
2. — Bandes scutales rousses à limites indécises ; ocelles presque contigus à la marge oculaire. Hypopyge mâle : fig. 823-825, 828, 835. Brésil ..... ***bimaculipennis*** (End.)
   — Bandes scutales jaunes très bien délimitées ; ocelles plus éloignés de la marge oculaire. Hypopyge mâle : fig. 829, 836. Brésil ..... ***uaracui*** (Lane)
3. — Ailes enfumées à la marge costale ; palpes un peu plus longs que la trompe ; une dizaine de soies mètépisternales. Hypopyge mâle : fig. 834, 837. Brésil ..... ***barettoi*** (Lane)
   — Ailes hyalines ; palpes atteignant le double de la longueur de la trompe ; soies mètépisternales plus nombreuses **4**
4. — Fusion radiomédiane un peu plus longue que le pétiole de la fourche médiane ; hanches II légèrement tachées ; protarse I ne dépassant pas le double de la longueur du tibia. Hypopyge mâle : fig. 830, 841. Antilles, Amérique Centrale ..... ***longimanus*** (Will.)
   — Fusion radiomédiane un peu plus courte que le pétiole de la fourche médiane ; hanches II unicolores ; protarse I atteignant 2,4 fois la longueur du tibia **5**
5. — Latérotergite à peine assombri dorsalement ; abdomen indistinctement annelé en vue dorsale. Hypopyge mâle : fig. 833, 838. Panama ..... ***gorgasi*** n. sp.
   — Latérotergite fortement taché de brun ; abdomen, en vue dorsale, très nettement annelé de brun et de jaune **6**
6. — Bandes scutales courtes, ne dépassant pas la moitié du scutum, la médiane en arrière, les latérales en avant ; tergites abdominaux III-V, en vue dorsale, à taches triangulaires jaunes étroites. Hypopyge mâle : fig. 832, 839. Brésil ..... ***confusus*** n. sp.
   — Bandes scutales plus longues, dépassant le milieu du scutum ; tergites III-V à larges taches jaunes. Hypopyge mâle : fig. 831, 840. Brésil ..... ***imitans*** (Lane)

Source : MNHN, Paris

Placoceratias confusus n. sp.

Placoceratias longimanus : LANE, 1962 : 10, *non* WILLISTON, 1896 (erreur de détermination).

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 4,4 mm. Tête : occiput jaune-brunâtre, plus clair en arrière. Deux ocelles, rapprochés de la marge oculaire par environ la moitié de leur propre diamètre ; calus ocellaire brun-noir. Front brun-noir, roussâtre entre les antennes. Antennes : scape et pédicelle jaune vif, flagelle brun-noir. Face et clypéus jaune vif, trompe et palpes jaune pâle.

Thorax : prothorax et calus huméraux jaune pâle. Scutum brun, portant trois bandes longitudinales rousses, étroites, les latérales largement interrompues avant le bord antérieur, la médiane bien avant la marge scutellaire. Scutellum jaune, largement bruni sur le disque. Médiotergite entièrement jaune. Pleures jaunes, sauf l'anépisterne, les deux tiers ventraux du katépisterne, la moitié dorsale externe et le bord ventral du latérotergite, bruns. Pattes : hanches jaunes, les III avec une tache médiane brune. Reste des pattes jaune (les antérieures manquent), fémurs II-III avec un anneau basal faiblement bruni. Tarses bruns, étroitement annelés de jaune aux articulations. Ailes non tachées ou enfumées. Costale se terminant nettement avant l'apex de l'aile, fusion radiomédiane aussi longue que le pétiole de la fourche médiane. Balanciers à pédicelle jaune, capitule brun-noir.

Abdomen : tergite I brun, étroitement jauni à la base. Tergites suivants bruns, à large taches basales latérales jaunes débordant sur le disque. Tergite VII entièrement brun. Sternites jaunes, les II-V avec une faible bande préapicale brune, étroite, le VI largement bruni à l'apex, VII entièrement brun. Hypopyge jaune-roux, plus sombre à la base. Tergite IX trapézoïdal allongé, cerques longs et étroits. Synsclérite gonocoxal longuement membraneux sur la ligne médiane. Gonostyles longs, étroits, nettement rétrécis à l'apex (fig. 832). Apodème gonocoxal du type habituel au genre, processus dorsal court, nettement séparé de la lame ventrale par une encoche peu profonde, lame ventrale à épines serrées (fig. 839).

Holotype mâle : Brésil, Est. São Paulo, Santo Amaro, 11.1960 (*J. Lane*), LANE det. *P. longima-*

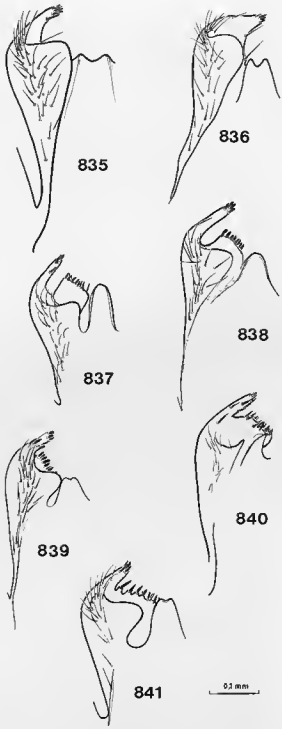


FIG. 835-841. — Apodème gonocoxal et appendices des mâles de *Placoceratias* : 835, *P. bimaculipennis* End. ; 836, *P. uaracui* (Lane) (holotype) ; 837, *P. barettoi* (Lane) (d°) ; 838, *P. gorgasi* n. sp. (d°) ; 839, *P. confusus* n. sp. (d°) ; 840, *P. imitans* (Lane) (d°) ; 841, *P. longimanus* (Will.).

Source : MNHN, Paris

nus. Museu de Zoologia, São Paulo. Cette nouvelle espèce appartient au groupe *longimanus*. Elle diffère de *P. longimanus* par les bandes scutales jaunes moins développées, les hanches II non tachées, le médiotergite entièrement jaune et le latérotergite bruni ventralement. Elle se distingue principalement de *P. barettoi* par les ailes entièrement hyalines, les latérotergites marqués de brun et les ocelles latéraux plus éloignés de la marge oculaire. On la séparera de *P. imitans* par les bandes scutales plus courtes et les tergites abdominaux moins largement jaunis sur le disque. Enfin, elle est étroitement alliée à l'espèce suivante, *P. gorgasi*, dont on ne pourra la séparer avec certitude que par les genitalia mâles.

Placoceratias gorgasi n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 4,5 mm. Tête : occiput brun-noir, calus ocellaire noir. Deux ocelles grands, rapprochés de la marge oculaire, dont ils sont séparés par moins de la moitié de leur plus grand diamètre. Front brun-noir en haut, jaune entre les antennes, une courte pilosité le long du sillon frontal. Antennes : scape et pédicelle jaunes, flagelle brun. Face jaune pâle, trompe et palpes jaune vif.

Thorax : prothorax et calus huméraux jaunes. Scutum brun, plus pâle en avant et portant trois bandes longitudinales d'un jaune-roux, les latérales interrompues peu avant la marge antérieure, la sagittale largement avant la marge postérieure. Scutellum jaune, bruni sur le disque et toute la région apicale ciliée. Médiotergite jaune-roux. Pleures jaune-roux, anépisterne brun ainsi que la moitié ventrale du katépisterne, et une faible tache dorsale brune sur le latérotergite. Pattes jaunes. Hanches III avec une forte tache discale brune, fémurs II-III avec un anneau basal brun peu prononcé. Protarses I 2,6 fois le tibia. Ailes jaunâtres, sans taches. Costale se terminant nettement avant l'apex de l'aile. Fusion radiomédiane un peu plus courte que le pétiole de la fourche médiane. Balanciers à pédicelle jaune et capitule brun.

Abdomen : tergite I brun, les suivants jaunes avec une large bande apicale brune ; tergite VII entièrement brun. Sternites jaunes, les II-IV avec une tache latérale brune, les V-VI avec une bande apicale brune, le VII entièrement brun. Hypopyge (fig. 833) jaune. Tergite IX trapézoïdal allongé, cerques longs et étroits. Synsclérite gonocoxal longuement membraneux sur la ligne médiane. Gonostyles non rétrécis à l'apex. Apodème gonocoxal comme dans le reste du genre, processus dorsal long et étroit, séparé du ventral par une profonde encoche ; processus ventral large, épines apicales serrées (fig. 838).

Holotype mâle : Panama, Agua Dulce, 25.04. 1951, sans nom de récolteur. U.S. National Museum, Washington. L'espèce est dédiée à la mémoire de William GORGAS, qui s'est illustré á Panama dans la lutte contre les moustiques vecteurs de la malaria et de la fièvre jaune. Cette espèce appartient au groupe *imitans-confusus*, dont elle se séparera, en-dehors des genitalia mâles, par le latérotergite à peine bruni en haut.

GENRE PLATYROPTILON WESTWOOD, emend.

Platyura (Platyroptilon) Westwood, 1849 : 231. Espèce-type : *Platyura (Platyroptilon) miersii* Westwood, 1849, par monotypie.
Platyroptilon : JOHANNSEN, 1909 : 17.

Ce taxon a d'abord été décrit comme sous-genre de *Platyura* (= *Orfelia*) pour l'espèce brésilienne *P. miersii*, puis élevé au rang générique par JOHANNSEN (1909). ENDERLEIN (1910) a ensuite décrit *P. ramicornis* et EDWARDS (1934a) *P. zernyi*, ces deux espèces étant également du Brésil. En 1955, TOLLET range dans ce genre une espèce afrotropicale, *P. vrydaghi*, dont j'ai montré plus tard qu'elle appartenait á un genre nouveau, *Tolletia* (MATILE, 1973b). LANE (1956) fait connaître une quatriéme espéce brésilienne, *P. dureti*, et donne une clé de détermination de ces espèces. On a vu que *P. dureti* est ici considéré comme l'espéce-type du nouveau genre *Duretina*.

DURET (1974) illustre pour la premiére fois les genitalia de *P. miersii* et *ramicornis*, ainsi que d'une espéce d'Argentine trés voisine de *P. miersii, P. misionensis*. Ce même auteur révise le genre en 1979, et le sépare en deux groupes. Le premier, celui de l'espéce-type, comprend en

Source : MNHN, Paris

outre *P. misionensis* et *ramicornis* ; ces espèces possèdent trois ocelles. Le deuxième, à deux ocelles, renferme *P. zernyi* et quatre espèces inédites : *P. inca, vockerothi, penai* et *lanei*, les trois premières du Pérou, la dernière d'Ecuador. Outre de nombreuses et excellentes illustrations, DURET propose une nouvelle clé des espèces, dans laquelle *P. dureti* est classé dans le groupe 1.

Dans un travail de 1946, LANE signalait que les huit échantillons qu'il avait déterminés comme *P. ramicornis* montraient des variations chromatiques nettes, portant sur le scutum, en grande partie brun chez certains, largement jauni sur d'autres, sur les bandes abdominales et sur l'hypopyge jaune-blanchâtre ou noirâtre. La collection LANE renferme à ce jour sept des spécimens cités en 1946, tous mâles. L'examen des genitalia montre que quatre d'entre eux seulement correspondent à l'holotype de *P. ramicornis*, que j'ai pu examiner [37]. Les trois autres exemplaires appartiennent à une autre espèce, décrite plus loin sous le nom de *P. mendax* n. sp.

LANE n'a donc pas pu distinguer ces deux espèces, par ailleurs sympatriques, et malheureusement l'exemplaire récolté par DURET et identifié par LANE comme étant *P. ramicornis* se rapportait à l'espèce inédite. Le spécimen illustré par DURET (1974) correspond donc en fait à *P. mendax*. Notons que LANE avait envoyé à DURET un deuxième exemplaire de « *P. ramicornis* », que ce dernier a identifié comme *P. miersii*. L'illustration donnée par DURET de «*ramicornis* » LANE est quelque peu différente de celle que je donne figure 853 de *P. mendax*, mais je pense que ces différences peuvent être attribuées à des divergences de technique dans le dessin.

Une fois l'espèce afrotropicale *P. vrydaghi* éliminée, les *Platyroptilon* n'étaient donc connus que de la région néotropicale. Ce n'est qu'en 1982 que j'ai signalé l'existence du genre dans les régions australasienne et orientale, en décrivant d'Australie *P. collessi* (MATILE, 1982a) [38]. L'espèce orientale mentionnée alors (une femelle de Malaisie) demeure non décrite. Dans mon précédent travail (MATILE, 1986b), je citais également un spécimen sans abdomen de Papouasie-Nouvelle-Guinée ; j'ai reçu depuis un autre exemplaire, entier, du Bishop Museum, qui me permet d'en donner la description sous le nom de *P. papua*. Enfin, trois spécimens du Sulawesi se sont révélés appartenir à deux espèces distinctes, décrites plus loin sous le nom de *P. kirkspriggsi* et *scurror*. Ce nouveau matériel permet de donner ici une diagnose plus complète du genre.

Une incidente d'OSTEN SACKEN (1892) implique l'existence du genre en Nouvelle-Zélande. L'exemplaire mentionné n'a jamais été retrouvé, et TONNOIR & EDWARDS (1927) doutent de la présence de *Platyroptilon* dans ce pays. Sa découverte en Australie et en Papouasie-Nouvelle-Guinée rend cependant celle-ci plus vraisemblable (*cf.* p. 521, 592).

On a vu plus haut (p. 211) les principaux caractères distinguant *Platyroptilon* de *Duretina*. Sous réserve de cette émendation et des données nouvelles présentées ici, la clé de DURET (1979), ses figures et celles données ici permettront d'identifier les mâles des *Platyroptilon* néotropicaux [39]. Les femelles ne sont pas encore assez bien connues pour être déterminées avec sûreté. On trouvera plus loin une clé des espèces oriento-australasiennes.

♂♀. — *Tête* (fig. 842-843) plus large et plus haute que longue, en grande partie occupée par les yeux, qui s'étendent sur les trois quarts de la face latérale. Pilosité oculaire courte, yeux peu échancrés au-dessus de l'insertion des antennes chez les espèces néotropicales, plus largement chez les autres. Occiput couvert de soies couchées, les antérieures plus longues. Dans le groupe formé par l'espèce-type, *P. miersii*, et *P. mendax, ramicornis* et *misionensis*, chez *P. collessi, papua, kirkspriggsi* et l'espèce de Malaisie, trois ocelles, le médian beaucoup plus petit que les latéraux. Deux ocelles seulement chez les autres espèces. Ocelles latéraux éloignés de la marge oculaire par environ leur propre diamètre, de la moitié seulement chez *P. collessi*, de près de deux fois le diamètre chez *P. zernyi*, et de près de trois fois chez *P. kirkspriggsi* et l'espèce malaise. Calus ocellaire saillant et bien délimité, prolongé en arrière par un sillon long et profond chez les espèces oriento-australasiennes, plus

37. Ce dernier, déposé autrefois au Musée de Stettin, se trouve maintenant à l'Institut Zoologique de Varsovie.

38. L'holotype unique, sans autre étiquette de localité, était censé provenir du Queensland ; ceci est vérifié par l'identification d'un deuxième mâle de Mt Webb National Park, Queensland, récolté par D. H. COLLESS le 29.04.1981 (*in* ANIC) ; genitalia : fig. 881-882.

39. Sans oublier que *P. ramicornis* DURET = *P. mendax* n. sp.

Source : MNHN, Paris

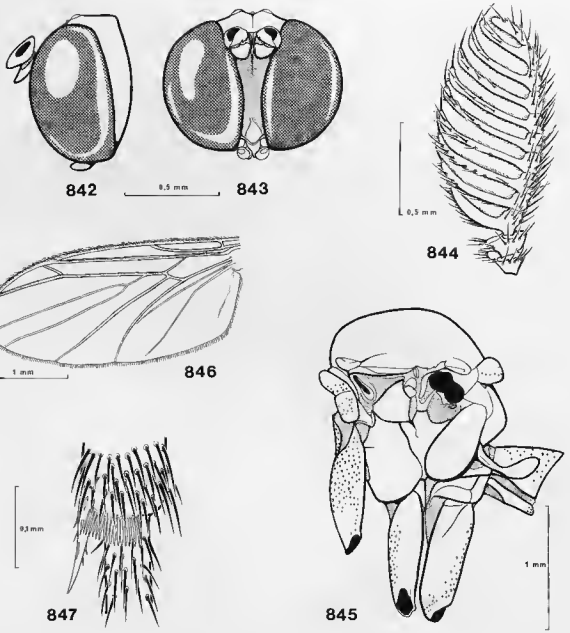


FIG. 842-847. — *Platyroptilon miersii* West. : 842, tête, vue latérale ; 843, d°, vue frontale ; 844, antenne ♂, vue latérale ; 845, thorax, hanches et segment abdominal I, d° ; 846, aile, face dorsale ; 847, apex du tibia (avec le peigne antérieur) et base du protarse I.

court et mousse chez les néotropicales. Front large, dénudé, un sillon frontal profond, mais à bords mousses.

Antennes : scape et pédicelle discoïde, présentant ventralement un petit bec. Flagelle pectiné, le nombre de flagellomères et celui des prolongements ventraux variable (fig. 844, 885-896) :

P. miersii, *mendax*, *misionensis* et *ramicornis* : 10 flagellomères, les articles 1-9 prolongés (fig. 844, 885-888, 890).

P. vockerothi : 11 flagellomères, 1-10 prolongés (fig. 891).

P. penai : 12 flagellomères, 1-10 prolongés (fig. 893).

Source : MNHN, Paris

P. collessi, kirkspriggsi, papua, scurror et espèce malaise : 12 flagellomères, 1-11 prolongés (fig. 889).

P. inca : 13 flagellomères, 1-11 prolongés (fig. 892).

P. zernyi et *lanei* : 14 flagellomères, 1-13 prolongés (fig. 894-896).

Chez *P. lanei*, les pectinations sont beaucoup plus courtes que chez les mâles des autres espèces, notamment aux flagellomères 12-13. Chez toutes les espèces, probablement, et en tout cas chez *P. miersii* et *zernyi*, les pectinations sont plus courtes chez la femelle que chez le mâle (fig. 885-886). Des macrochètes dorsaux, et quelques ventraux irrégulièrement répartis sur les pectinations. Chacune de celle-ci porte en outre un long macrochète apical, sauf chez *P. lanei*. Microchètes flagellaires internes longs, dressés et courbés, chez certaines espèces (*P. collessi, kirkspriggsi, papua, scurror, zernyi* et l'espèce malaise).

Face très étroite, dénudée, en grande partie membraneuse. Clypéus très peu saillant, n'atteignant pas le niveau du bord antérieur des yeux, portant quelques cils. Trompe très réduite, à peine visible, palpes ne comprenant qu'un seul article en plus du palpifère. Palpomère très petit et portant une crypte sensorielle petite, mieux développée et fortement ciliée chez *P. zernyi*.

Thorax (fig. 845). — Prothorax bien développé, non rétréci dorsalement sur la ligne médiane, prosternum peu saillant, couvert de macrochètes couchés. Angle postérieur du propimère situé au-dessous de la suture anapleurale. Scutum peu bombé, uniformément recouvert de macrochètes serrés mais peu développés, sauf aux marges latérales, en particulier au niveau de l'insertion des ailes, et à la marge scutellaire, où ils sont plus longs. Scutellum semi-circulaire, portant de courtes soies discales et de longues apicales, les discales moins nombreuses chez les espèces oriento-australasiennes. Médiotergite anguleux mais peu saillant, dénudé. Pleures le plus souvent entièrement nues, sauf la propleure, mais des microchètes anépisternaux chez *P. kirkspriggsi* et *scurror*.

Pattes. — Hanches sensiblement de même longueur. Hanches I ciliées sur les faces antérieure et externe, II le long du bord antérieur de la face externe, III le long du bord postérieur de la face externe. Pas de soies coxales postérieures. Fèmurs normaux, à pilosité couchée, plus ou moins longue ventralement ; tous les fèmurs avec une bande dénudée postéro-ventrale, plus large aux II-III. Tibia III progressivement mais fortement élargi de la base vers l'apex. Microchètes tibiaux disposés en rangées régulières, au moins à la face externe. Tibia I sans macrochètes, II-III avec seulement quelques postériеurs peu saillants de la villosité. Éperons I : 2 : 2, l'antérieur et l'externe II réduits, pas plus longs que la moitié de la largeur apicale des tibias correspondants, interne II un peu plus long que cette largeur, III égal, l'externe un peu plus court. Éperon externe II absent chez *P. collessi, papua* et l'espèce malaise, et probablement chez les autres espèces oriento-australasiennes. Tibia I avec un petit peigne, le plus souvent hyalin et difficilement visible (fig. 847). Tibia II avec un peigne postérieur bien développé et un petit peigne entre les éperons (absent chez les espèces oriento-australasiennes), pas de peigne antérieur. Tibia III avec le jeu complet de trois peignes. Protarse I plus long que le tibia, mais de beaucoup inférieur au double de celui-ci, mais plus court que le tibia chez *P. lanei*. Protarse II normal, protarse III épaissi, les II-III avec une rangée postérieure et une rangée interne de macrochètes ; macrochètes régulièrement disposés, des rangées plus serrées. Griffes épaisses et serrulées chez le mâle, fines et fortement spinuleuses à la base chez la femelle.

Ailes (fig. 846) larges, bien plus courtes que l'abdomen, claires ou enfumées, avec des taches diffuses chez *P. lanei* et des taches nettes, notamment au niveau de R4, chez les espèces oriento-australasiennes. Champ anal portant quelques macrochètes dressés. Costale prolongée jusqu'à l'apex de l'aile, dépassant largement l'extrémité de R5. Sous-costale longue, se terminant après l'apex de la cellule basale ; sc2 présente, faible, située avant le milieu de Sc. R4+5 et R5 rectilignes, formant un angle prononcé, R4+5 nettement plus longue que R5, qui n'atteint pas l'apex de l'aile. R4 oblique, son extrémité proche de celle de R1. Fusion radiomédiane pas plus longue que le pétiole de la fourche médiane chez l'espèce-type et quelques autres, dépassant le double de cette longueur chez l'espèce malaise (mais ce caractère peut varier comme l'a noté DURET en 1979 ; *cf.* aussi la description de *P. kirkspriggsi*). Cellule basale grande, non divisée en deux par la trave de la

Source : MNHN, Paris

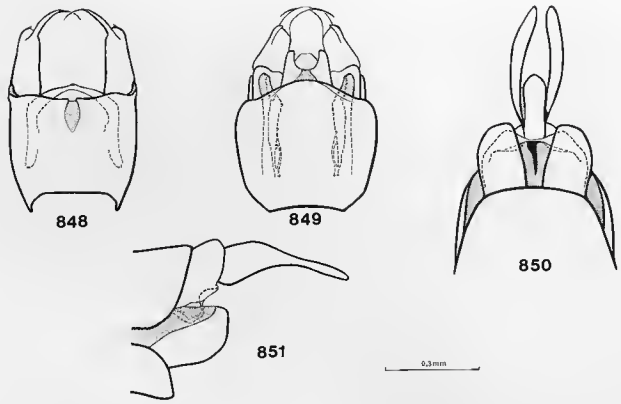


FIG. 848-851. — *Platyroptilon miersii* Westwood, terminalia : 848, hypopyge mâle, vue ventrale ; 849, d°, vue dorsale ; 850, terminalia femelles, d° ; 851, d°, vue latérale.
Fig. 848-849 en partie d'après Duret (1974), modifié.

médiane. Médianes atteignant la marge de l'aile, de même que Cu1b, qui est régulièrement courbée. Cu2 fine et longue, anale se terminant peu avant la marge alaire, A2 bien développée.

Ciliation, face dorsale : C, R1, R4+5, R5, frm. Face ventrale : toutes les nervures nues sauf la costale.

Abdomen mâle allongé, cylindrique, sept segments prégénitaux visibles, plus la marge apicale du VIII. Femelle : abdomen plus court et massif, d'abord cylindrique, puis aplati dorsoventralement au segment IV ou V, sept segments prégénitaux apparents. Pas de sclérite intercalaire.

Genitalia mâles (fig. 848-849, 852-884) de type inversé. Tergite VIII court et étroit, le sternite à peine plus long. Tergite IX (fig. 868-876) grand, surtout dans le groupe de l'espèce-type (fig. 871), où il recouvre pratiquement entièrement les gonocoxopodites dorsalement. Cerques et hypoprocte petits et peu sclérifiés. Sternite IX absent ou fusionné Gonocoxopodites presque entièrement fusionnés ventralement, formant un seul grand synsclérite subrectangulaire, légèrement échancré au milieu de la marge apicale, plus longuement chez *P. ramicornis* et *miersii* (fig. 854-855) ; synsclérite entièrement ouvert dorsalement, ne formant pas de tube ou de pont sclérifié autour de la base des gonostyles. Gonostyles larges, à insertion ventrale, munis de fortes soies marginales internes, sauf chez *P. vockerothi*. Gonostyles progressivement amincis chez les espèces australasiennes (fig. 877, 879, 881, 883), brusquement et portant un processus dénudé distinct, celui-ci à insertion apicale ou subapicale, chez *P. misionensis*, *ramicornis*, *mendax*, *zernyi* et *miersii* (fig. 863-867), médiane ou submédiane chez les autres. Chez *P. kirkspriggsi*, un lobe gonostylaire interne portant des spinules serrées (fig. 877). Une dent préapicale chez *P. collessi* et *papua*. Dans tous les cas, extrémité gonostylaire portant une longue soie terminale.

Phallosome en grande partie membraneux, non prolongé vers l'avant dans l'abdomen, paramères dorsaux très sclérifiés, reliés aux ventraux et formant avec eux un pont apical. Apodème éjaculateur libre dans la cavité hypopygiale.

Source : MNHN, Paris

Genitalia femelles (fig. 850-851). — Tergite et sternite IX entièrement membraneux, le tergite VIII lui-même peu sclérifié. Cerques uni-articulés, très allongés et fortement rétrécis à l'apex ; plaque ventrale proportionnellement réduite. Sternite VIII entièrement séparé en deux parties, marges interne et apicale fortement rebordée.

Larve et biologie. — Selon DURET (1974), le Dr CARPENTERO a trouvé des larves et des nymphes de *Platyroptilon* à Glew, Province de Buenos-Aires, Argentine. Elles vivaient dans un vieux tronc tombé portant des champignons ligneux. Mis en élevage, ces champignons ont donné des imagos que DURET a identifiés comme

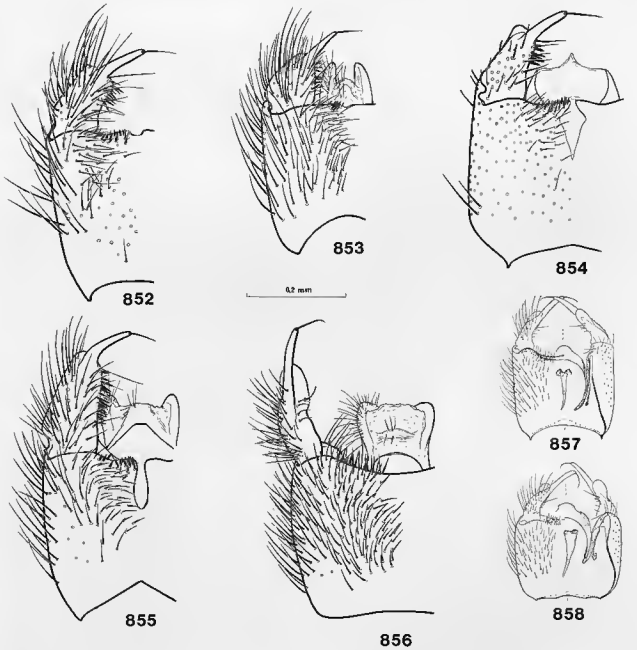
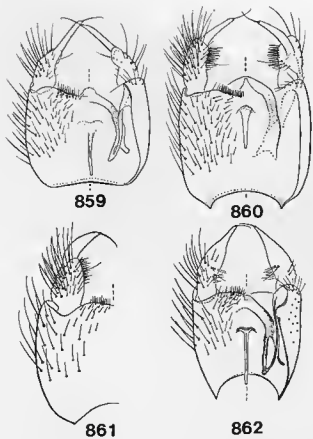


FIG. 852-858. — Hypopyge mâle des *Platyroptilon* néotropicaux : 852, *P. misionensis* Duret, moitié droite, vue ventrale ; 853, *P. mendax* n. sp., d' (holotype) ; 854, *P. ramicornis* End., d' (holotype) ; 855, *P. miersii* Westw., d' ; 856, *P. zernyi* Edw., d', spécimen de Guyane française ; 857, *P. zernyi*, type A de Duret, demi-face ventrale à gauche, demi-face dorsale à droite (tergite IX enlevé) ; 858, *P. zernyi*, type B de Duret, d'.
Même échelle pour les fig. 852-856. Fig. 857-858 d'après Duret (1979).

Source : MNHN, Paris



appartenant à *P. miersii*. Le Dr Carpentero a suivi la biologie de cette espèce mais, à ma connaissance, n'a jamais publié ses observations. Les premiers stades et leur biologie demeurent donc inconnus.

Répartition. — Règions néotropicale (sauf la sous-région chilienne), orientale et australasienne.

Matériel examiné. — Toutes les espèces connues (sauf les quatre décrites par Duret en 1979), les quatre espèces nouvelles décrites ci-dessous et une femelle appartenant à une espèce inédite de Malaisie (Pahang, Fraser's Hill, 4 000', *H. M. Pendlebury*, au British Museum).

Fig. 859-862. — Hypopyge mâle des *Platyroptilon* néotropicaux, holotypes : 859, *P. vockerothi* Duret, demi-face ventrale à gauche, demi-face dorsale à droite (tergite IX enlevé) ; 860, *P. penai* Duret, ♂ ; 861, *P. inca* Duret, moitié droite, vue ventrale ; 862, *P. lanei* Duret, demi-face ventrale à gauche, demi-face dorsale à droite (tergite IX enlevé).
D'après Duret (1979).

Clé des espèces oriento-australasiennes

1. — Deux ocelles ; pleures : de nombreuses soies anépisternales. Hypopyge mâle : fig. 879-880. Sulawesi ..... ***scurror*** n. sp.
   — Trois ocelles ; soies anépisternales rares ou absentes **2**
2. — Scutum jaune, deux minces lignes longitudinales brunes ; hanches II-III et abdomen entièrement jaunes. Malaisie ..... sp. indet.
   — Scutum et abdomen largement marqués de brun ; hanches II-III plus ou moins largement brunies **3**
3. — Ocelles externes séparés de la marge oculaire par plus du double de leur propre diamètre ; face et trompe jaunes ; trois bandes scutales jaunes très bien marquées ; quelques soies anépisternales. Hanches II-III tachées de brun clair. Hypopyge mâle : fig. 877-878. Sulawesi ..... ***kirkspriggsi*** n. sp.
   — Ocelles externes séparés de la marge oculaire par environ leur propre diamètre ; face et trompe brunes ; pas de bandes scutales, ou celles-ci indécises. Hanches II-III fortement marquées de brun-noir **4**
4. — Hanches II-III largement jaunies en haut ; scutum brun, portant deux larges taches humérales jaunes. Hypopyge mâle : fig. 883-884. Papouasie-Nouvelle-Guinée ..... ***papua*** n. sp.
   — Hanches II-III entièrement brunes ; scutum brun sombre, portant trois bandes longitudinales indécises d'un brun plus clair. Hypopyge mâle : fig. 881-882. Australie (Queensland) ..... ***collessi*** Mat.

Source : MNHN, Paris

Platyroptilon mendax n. sp.

Platyroptilon ramicornis : LANE, 1946 : 345 (*pro parte*), *non* ENDERLEIN, 1910 (erreur de détermination).

Platyroptilon ramicornis : DURET, 1974 : 294 et figures 6-7, *non* ENDERLEIN, 1910 (erreur de détermination).

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3 mm. Tête brun-noir. Trois ocelles, le médian punctiforme, les latéraux éloignés de la marge oculaire par un peu plus de leur propre diamètre. Antennes brunes (fig. 887) ; scape et pédicelle à bec ventral bien prononcé ; 10 flagellomères, les I à 9 longuement pectinés, chaque digitation munie d'une forte soie apicale. Face jaune, trompe et palpes roux.

Thorax : prothorax jaune, l'épisterne et l'épimère brunis. Scutum brun, les calus huméraux jaunes, cette teinte prolongée sur toute la marge antérieure ; deux étroites bandes longitudinales brunes réunies en V avant le scutellum. Scutellum jaune, portant quelques soies discales et des marginales mêlées, courtes et longues. Médiotergite roux. Sclérites pleuraux roux, le katépisterne et le latérotergite largement jaunis ventralement.

Pattes jaunes, hanches II brunies à l'apex, III sur presque toute la face externe. Fémurs II-III étroitement brunis à la base, l'apex du III assombri. Tibias III brunis à l'apex. Éperons I : 2 : 2, l'externe II bien plus court que l'interne, les externe et interne III égaux.

Ailes grisâtres, sans taches définies ; balanciers à pédicelle jaune, capitule brun-noir.

Abdomen : tergites I-V brun clair, les II-V avec de larges taches basales latérales qui ne se rejoignent pas sur le disque ; tergites VI-VIII brun sombre. Sternite I brun sombre, II-V avec chacun deux taches latérales apicales brunes triangulaires, se rejoignant le long de la marge apicale sous forme d'une ligne brune, étroite sur les II-IV, plus large et plus prononcée sur le V. Sternites suivants brun sombre.

Hypopyge (fig. 853) entièrement jaune clair. Tergite IX quadrangulaire avec un saillant apical arrondi (fig. 870). Gonostyles élargis à la base, processus digitiforme long (fig. 865).

Variations : bandes scutales brunes parfois effacées.

Holotype mâle : Brésil, État de São Paulo, Cantareira, 9.10.1945 (*M. P. Barretto*). Deux paratypes mâles : d°, Juquia, 09.1945 (*J. Lane*). Holotype et un paratype au Museu de Zoologia, São Paulo ; un paratype au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Dans la clé de DURET (1979), *P. mendax* se situerait à côté de *P. ramicornis*. Il s'en distingue par le scutum jauni en avant, le tergite II avec de larges taches latérales jaunes, l'hypopyge jaune et des détails de la structure des genitalia mâles, notamment du tergite IX (comparer fig. 868 et 870).

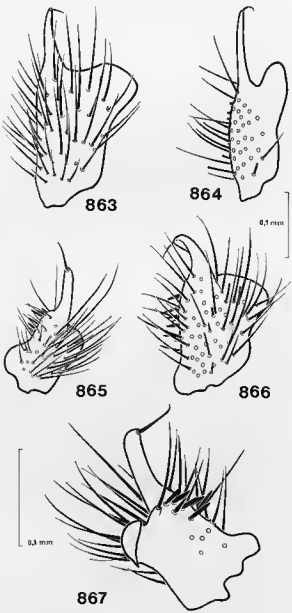


FIG. 863-867. — Gonostyles de quelques *Platyroptilon* néotropicaux : 863, *P. miersii* Westw. ; 864, *P. zernyi* Edw. ; 865, *P. mendax* n. sp. (holotype) ; 866, *P. misionensis* Duret ; 867, *P. ramicornis* End. (holotype).

Source : MNHN, Paris

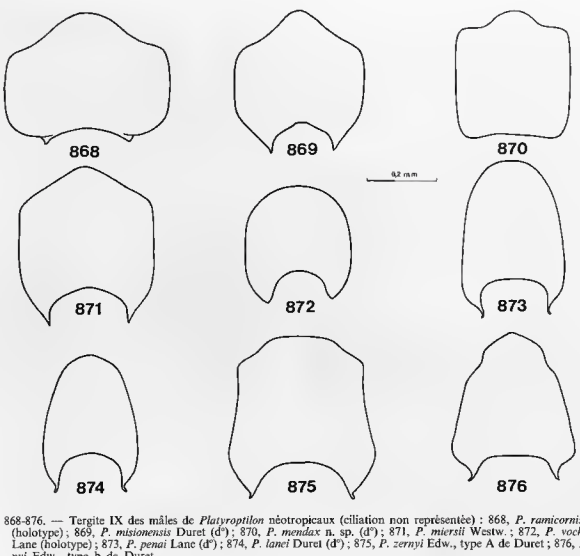


FIG. 868-876. — Tergite IX des mâles de *Platyroptilon* néotropicaux (ciliation non représentée) : 868, *P. ramicornis* End. (holotype) ; 869, *P. misionensis* Duret (♂) ; 870, *P. mendax* n. sp. (♂) ; 871, *P. miersii* Westw. ; 872, *P. vockerothi* Lane (holotype) ; 873, *P. penai* Lane (♂) ; 874, *P. lanei* Duret (♂) ; 875, *P. zernyi* Edw., type A de Duret ; 876, *P. zernyi* Edw., type b de Duret.
Échelle pour les fig. 868-870 seulement. Fig. 871 d'après Duret (1974) ; fig. 872-876 d'après Duret (1979).

Platyroptilon kirkspriggsi n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 2,8 mm. Tête : occiput brun-jaunâtre, bruni sur le dessus. Calus ocellaires noirs. Trois ocelles, les latéraux petits, éloignés de la marge oculaire par plus du double de leur propre diamètre, le médian punctiforme. Front brun-jaunâtre, plus clair ventralement. Antennes : scape et pédicelle jaunes. Flagelle jaune sombre, 12 flagellomères, les 1 à 11 largement prolongés ventralement, les pectinations terminées par une longue soie noire, les microchètes internes longs, dressés, courbés. Face et trompe jaunes, palpes brun clair.

Thorax : prothorax jaune, sauf l'antépronotum et l'épisterne, brun clair. Scutum brun, portant trois bandes longitudinales jaunes bien marquées, la médiane coupée en deux par une fine ligne sagittale brune. Scutellum brun, portant de courtes soies discales dispersées. Médiotergite jaune sombre. Pleures : anépisterne et les deux tiers ventraux du katépisterne bruns ; latérotergite brun, sauf le tiers ventral, jaune. Anépisterne portant deux microchètes à l'angle antérodorsal.

Pattes : hanches I jaunes, très légèrement assombries en haut ; hanches II jaunes dorsalement, brunes ventralement. Hanches III brunes, sauf le tiers basal. Fémurs jaunes, le III bruni à la base, plus largement, mais plus légèrement,

Source : MNHN, Paris

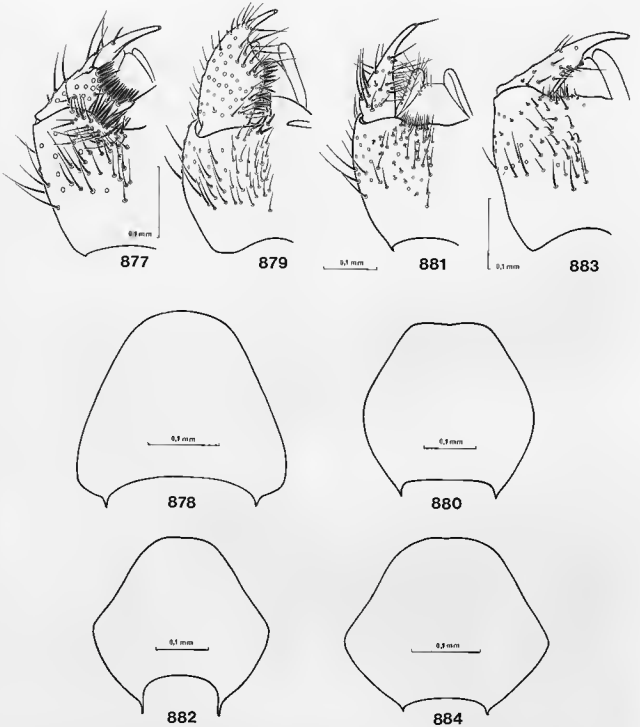


FIG. 877-884. — Genitalia mâles des *Platyroptilon* oriento-australasiens (holotypes, sauf fig. 881-882) : 877, *P. kirkspriggsi* n. sp., hypopyge, vue ventrale ; 878, ♂, tergite IX (ciliation non représentée) ; 879, *P. scurror* n. sp., hypopyge, vue ventrale ; 880, ♂, tergite IX (ciliation non représentée) ; 881. *P. collessi* Mat., hypopyge, vue ventrale ; 882, ♂, tergite IX (ciliation non représentée) ; 883, *P. papua* n. sp., hypopyge, vue ventrale ; 884, ♂, tergite IX (ciliation non représentée).

Source : MNHN, Paris

à l'apex, mais sur la face dorsale seulement. Tibias I-II jaunes, le II étroitement bruni à l'apex. Tibia III brun sur la moitié basale et étroitement bruni à l'apex. Des éperons, ne subsistent que ceux du tibia III : noirs, l'externe aussi long que la largeur apicale du tibia, l'interne double de cette largeur. Peignes : I distinct, tibia II avec un seul peigne, postérieur, III avec le jeu normal de trois peignes. Tarses jaunes, les III légèrement brunis.

Ailes largement brunies à la marge antérieure, jusqu'aux deux tiers de l'intervalle entre le secteur radial et M1, légèrement mais largement brunies le long de la marge postérieure, de M1 à Cu1b. Une fenêtre jaune aux deux tiers de la première cellule basale, une autre à la base de la deuxième, toutes deux étendues jusqu'à M1. Fusion radiomédiane bien plus courte que le pétiole de la fourche (7 : 16). Balanciers : pédicelle jaune, capitule brun.

Abdomen : tergites bruns, indistinctement mais largement jaunis à la base, latéralement, du I au VI. Sternites jaunes, le I très étroitement bruni à l'apex, les suivants de plus en plus largement, VII entièrement brun.

Hypopyge (fig. 877-878) brun, le proctigère et la base du synsclérite gonocoxal jaunis, les gonostyles très fortement brunis dans la moitié apicale. Tergite IX hexagonal, rétréci à l'apex. Gonostyles portant un lobe interne muni d'une brosse de petites spinules ; partie apicale rétrécie très fortement sclérifiée.

Variations : le paratype mâle a la fusion radiomédiane aussi longue que le pétiole de la fourche médiane.

Holotype mâle : Sulawesi, Utara, Bumoga Bone N.P., 0°34′ N, 123°54′ E, 232 m, Malaise trap, sample forest « Rintice 3 », 26-30.08.1985 (*A. H. Kirkspriggs*). Un paratype mâle : d°, Toraut, Malaise trap, sample forest edge, Sungal Tumpah, 23.07-3.08.1985 (d°). Holotype mâle au National Museum of Wales, Cardiff, paratype au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Cette espèce est très remarquable par le lobe interne spinuleux des gonostyles, unique dans le genre, et qui rappelle quelque peu la structure présente chez *Duretina* (fig. 517).

Platyroptilon scurror n. sp.

Holotype mâle. Semblable à l'espèce précédente, mais plus grand (longueur de l'aile : 3,5 mm), et en différant par les caractères suivants :

Tête : occiput brun-noir. Deux ocelles de grande taille, éloignées de la marge oculaire par leur propre diamètre. Front brun de poix. Antennes : scape brun, pédicelle jaune, flagelle brun, sauf la première pectination, jaune.

Thorax : soies anépisternales plus nombreuses. Hanches I entièrement jaunes. Ne subsiste qu'une seule patte III, semblable à celle de *P. kirkspriggsi*. Coloration alaire un peu plus prononcée, l'aile étant entièrement enfumée en arrière de la bande antérieure colorée ; fusion radiomédiane égale au pétiole de la fourche.

Abdomen : tergites bruns, les II-V avec une bande basale jaune plus large ventralement, celle des IV-V plus étendue. Sternites : I brun, les suivants jaunes à bande apicale brune, VI-VIII bruns.

Hypopyge (fig. 879-880) brun, y compris le proctigère et les gonostyles. Gonostyles plus larges à la base, moins brusquement rétrécis à l'apex, sans lobe interne bien distinct, mais quand même avec une rangée de spinules internes ; partie rétrécie moins fortement sclérifiée.

Holotype mâle : Sulawesi, Utara, Bumoga Bone N.P., 0°34′ N, 123°54′ E, 232 m, Malaise trap, sample forest « Rintice 3 », 1-3.09.1985 (*A. H. Kirkspriggs*). National Museum of Wales, Cardiff.

L'espèce se distinguera de la précédente, et de toutes les espèces oriento-australasiennes, par la présence de deux ocelles seulement.

Platyroptilon papua n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 2,8 mm. Tête : occiput et calus ocellaire noirs. Trois ocelles, les latéraux éloignés de la marge oculaire par environ leur propre diamètre, le médian punctiforme. Antennes : ne subsistent que le scape et le pédicelle, le premier brun-jaunâtre, le second jaune sale. Face brune. Trompe brun-noir, palpes jaune brunâtre.

Thorax : prothorax jaune, sauf l'antépronotum et l'épisterne, bruns. Scutum brun, sauf deux larges taches humérales jaunes. Scutellum brun-roux ; en plus des soies marginales, une paire de cils submarginaux dressés et quelques cils discaux couchés, peu visibles. Médiotergite brun. Sclérites pleuraux bruns, sauf le katépisterne,

Source : MNHN, Paris

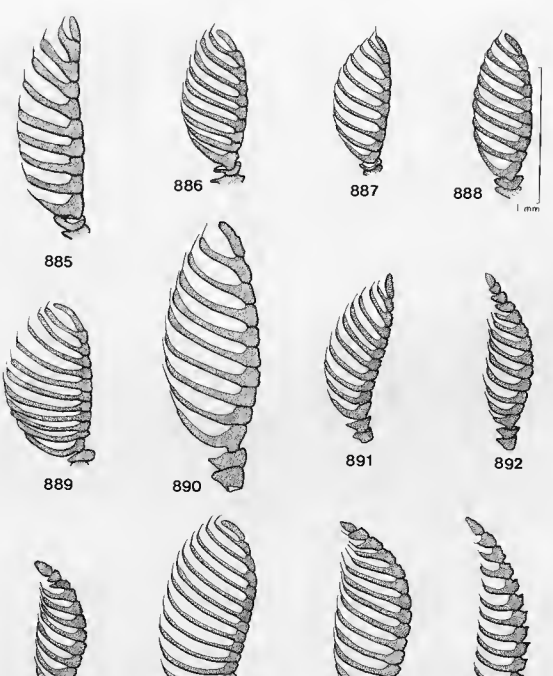


FIG. 885-896. — Antennes des *Platyroptilon*, vue latérale : 885, *P. miersii* Westw., ♀ ; 886, ♂, ♂ ; 887, *P. mendax* n. sp., ♂ (holotype) ; 888, *P. ramicornis* End., ♂ (♂) ; 889, *P. collessi* Mat., ♂ (♂) ; 890, *P. misionensis* Duret, ♂ (♂) ; 891, *P. vockerothi* Duret, ♂ ; 892, *P. inca* Duret, ♂ (holotype) ; 893, *P. penai* Duret, ♂ (♂) ; 894, *P. zernyi* Edw., ♂, type b de Duret ; 895, ♂, ♀, type c de Duret ; 896, *P. lanei* Duret, ♂ (holotype).
Échelle pour les fig. 885-889 seulement. Fig. 890 d'après Duret (1974), mod. ; fig. 891-896 d'après Duret (1979), mod.

Source : MNHN, Paris

jauni dorsalement ; latérotergite brun en haut, jaune en bas.

Pattes : hanches I jaune-brunâtre, II et III brunes, largement jaunies à la base. Le reste des pattes I et III absent. Fémurs II étroitement brunis à la base, tibias et tarses jaunes, derniers tarsomères brisés. Un seul éperon II, en position interne, brun, un peu plus long que la largeur apicale du tibia, et un seul peigne, postérieur.

Ailes jaunes marquées de brun à la marge antérieure, du niveau de Rs à celui du quart basal de la première cellule radiale ; également une tache costale s'étendant de un peu avant l'apex de R1 à R4, et une petite tache apicale ; marge postérieure enfumée de brun-grisâtre. Fusion radiomédiane aussi longue que le pétiole de la fourche médiane. Balanciers : scape jaune, pédicelle noir.

Abdomen : tergites bruns, le II avec de chaque côté une petite tache triangulaire basale jaune, les III-VI avec des taches basales concolores beaucoup plus étendues. Sternites I et VII bruns, les II-VI jaunes à larges bandes apicales brunes.

Hypopyge (fig. 883-884) brun, proctigère et gonostyles jaunes. Tergite IX hexagonal à angles arrondis, Gonostyles avec une pointe sclérifiée à la base du rétrécissement apical.

Paratype mâle (sans abdomen). Comme chez l'holotype, mais taches scutales antérieures jaunes moins distinctes, et soies scutellaires dressées, bien visibles.

Parties présentes et manquant chez l'holotype. — Antennes : 12 flagellomères noirs, les 1-11 longuement prolongés et terminés par un long macrochète ; microchètes dressés, longs et courbes, á la face interne. Patte I jaune. Fémur III jaune, étroitement bruni á la base, et trés largement á la face dorsale, sur presque toute la moitié apicale. Tibia III brun-jaunâtre ; un seul éperon, brun, un peu plus long que la largeur apicale du tibia, situé en position externe. Un peigne externe III en plus du postérieur. Protarses II (complets) et III (tarsomére 1 seulement) jaune-brunâtre. Griffes épaisses et serrulées comme chez les mâles de toutes les autres espéces du genre.

Holotype mâle : Nouvelle-Guinée, Papua, Brown River, 5 m, 23.10.1960, piége de Malaise (*J. L. Gressitt*). Paratype (mâle dépourvu d'abdomen) : Nouvelle-Guinée, NE, Wau, Morobe Distr., 1 250 m, 10.04.1963, piége de Malaise (*J. & M. Sedlacek*). Holotype au Bishop Museum, Hawaii, paratype au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Cette espéce serait exceptionnelle par la présence d'un seul éperon aux tibias III, mais l'éperon III présent sur le paratype étant en position externe, il me paraît plus probable que l'éperon interne soit tout simplement tombé. La dent triangulaire pré-apicale des gonostyles permet de la rapprocher de *P. collessi* (la présence de cette dent m'a échappé lors de la description originale) ; elle n'existe chez aucune autre espéce du genre.

Genre Rocetelion Matile

Rocetelion Matile, 1988b : 108. Espéce-type : *Cerotelion fasciatus* Garrett, 1925, par désignation originale.

Ce genre a été proposé pour quatre espéces auparavant rangées dans les *Cerotelion* ou les *Euceroplatus* : *Keroplatus humeralis* Zetterstedt, d'Europe du Nord, et *Cerotelion fasciatum* Garrett, *Keroplatus fasciolus* Coquillett et *K. fenestralis* Fisher, tous trois nord-américains. j'ai donné lors de la description originale (Matile, 1988b) les principaux éléments systématiques, morphologiques et biogéographiques tirés de ma thèse, et ajouté une clé de détermination des espéces. Rappelons que *Rocetelion* se distinguera d'*Euceroplatus* et de *Cerotelion* par le scutellum portant plusieurs rangées de courtes soies apicales et le protarse I allongé. Il différe de tous les autres *Keroplatini* sauf *Paracerotelion* par ses gonostyles aplatis dorsoventralement.

♂♀. — *Tête* (fig. 897-898) arrondie, aplatie, plus large que baute. Occiput couvert de courtes soies coucbées, les préoculaires plus longues. Trois ocelles, le médian petit mais non punctiforme, les latéraux grands, éloignés de la marge oculaire par une distance équivalente á 1,5 fois leur propre diamétre (*R. fasciatum, fasciolum*) ou prés du double (*R. fenestrale, humerale*). Chaque ocelle situé sur un calus distinct, cilié sur les deux tiers postérieurs, le calus médian prolongé en

Source : MNHN, Paris

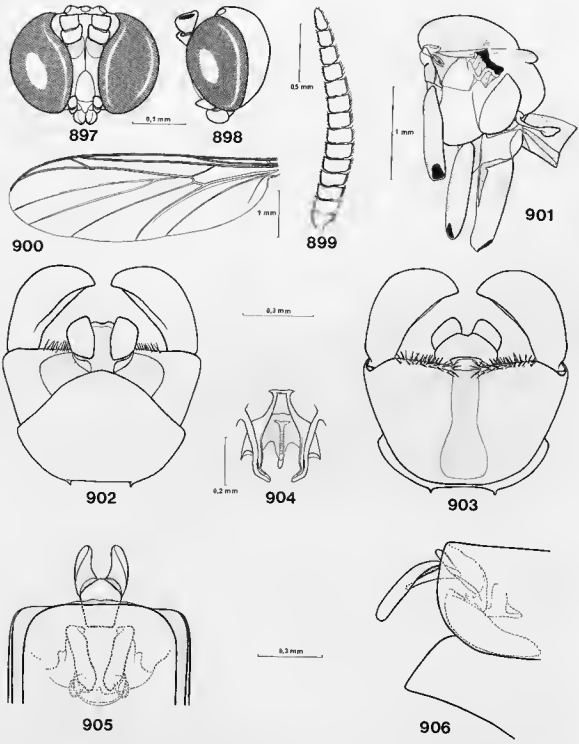


FIG. 897-906. — *Rocetelion fasciatum* (Garrett) : 897, tête, vue frontale ; 898, d°, vue latérale ; 899, flagelle antennaire, vue latérale ; 900, aile, face dorsale ; 901, thorax, hanches et premier segment abdominal, vue latérale ; 902, hypopyge mâle, vue dorsale (soies ordinaires non représentées) ; 903, d°, vue ventrale (d°) ; 904, phallosome ; 905, terminalia femelles, vue ventrale (d°) ; 906, d°, vue latérale (d°).
D'après Matile (1988b).

Source : MNHN, Paris

arrière par une longue suture sagittale n'atteignant cependant pas le foramen magnum. Yeux grands, occupant les deux tiers de la face latérale de la tête, longuement et profondément émarginés au niveau des fosses antennaires ; pilosité courte. Front large et peu élevé, dépourvu de calus et de sillon frontaux, sauf entre les fosses antennaires, á l'exception de *R. humerale*, où existent des calus peu élevés et un sillon frontal plus net. Antennes de 2+14 articles. Scape et pédicelle en cylindre court, dépourvu de bec ventral. Flagelle (fig. 899) élargi et aplati, les pédoncules en position submédiane, très courts sauf celui du premier flagellomère. Dernier flagellomère bien plus long que large, dépourvu d'apicule terminal, sauf chez *R. fasciolum*, où il en existe un petit, arrondi. De nombreux macrochètes dorsaux, des ventraux plus rares et plus courts, également quelques externes sur les flagellomères apicaux. Face large, peu sclérifiée, dénudée, chez toutes les espèces sauf chez *R. fasciolum*, où la face est mieux sclérifiée et porte quelques cils ventraux. Clypéus cilié, peu saillant en avant du bord antérieur des yeux, indistinctement séparé dorsalement de la face. Trompe courte, dépassant peu le bord ventral des yeux. Labelles courtes, en lame sclérifiée portant de nombreux cils courts á la face externe, face interne membraneuse. Palpifére petit mais bien sclérifié. Premier palpomère trés petit, le deuxiéme gros et dressé en avant, la face interne sclérifiée et ciliée ; quelques sensilles apicales non disposées en crypte (observé chez *R. fasciatum*).

Thorax (fig. 901). — Prothorax peu développé, fortement rétréci dorsalement. Prosternum peu saillant, sauf les lobes latéroventraux. Chez l'espéce-type, seuls ces derniers sont ciliés ; chez *R. fenestrale*, des soies dispersées sur presque toute la surface, chez *R. humerale*, les soies plus serrées. Chez *R. fasciolum*, soies disposées comme chez *R. fasciatum*, mais il y a quelques soies dorsales supplémentaires. Angle postéroventral du proépimére situé peu au-dessous de la suture anapleurale. Scutum peu bombé, uniformément recouvert de petites soies, les latérales et les présCutellaires plus longues. Scutellum de taille moyenne, semi-circulaire, nu sur le disque, sauf chez *R. fenestrale* et *humerale*, où il porte une ou deux paires de petites soies discales. Soies marginales nombreuses, courtes, disposées en plusieurs rangées. Médiotergite fortement saillant en arriére du scutellum, arrondi à l'apex, dénudé. Pas de soies scabellaires. Bande membraneuse sous-scutellaire en bandelette courte, mais distincte. Pleures dénudées, sauf le proépisterne et l'antépronotum, ciliés, et l'anépisterne, qui porte un groupe de microchétes dorsaux. Fissure anépisternale distincte, courte chez *R. fasciatum*, plus longue chez les trois autres espéces. Chez l'espéce-type, *R. fasciolum* et *R. humerale*, katépisterne indistinctement séparé de l'épimére au niveau de la fosse médiopleurale, et donc suture médiopleurale incomplète á ce niveau ; fosse médiopleurale large et peu profonde. Chez *R. fenestrale*, fosse plus profonde et suture médiopleurale complète. Mésépimére fortement rétréci ventralement, le latérotergite et le katépisterne contigus en bas, ce caractére moins prononcé chez *R. fasciolum*. Latérotergite surplombant fortement le métépisterne, son grand axe oblique. Métépisterne presque aussi haut que large, dénudé.

Pattes. — Hanches longues, subégales (fig. 901). Hanches I ciliées à la face antérieure, la ciliation débordant un peu sur la face externe ; des soies postérieures apicales courtes. Hanches II ciliées sur la face antérieure, la ciliation débordant également sur la face externe. Hanches III ciliées sur presque toute la face externe (*R. fasciatum, humerale*), sur environ les deux tiers (*R. fenestrale*) ou la moitié (*R. fasciolum*). Des soies coxales postérieures apicales, longues aux hanches I, plus courtes aux II-III, ces dernières absentes chez *R. fasciatum* et *fasciolum*. Fémurs normaux, à pilosité couchée, les soies ventrales pas plus longues que les dorsales. Les trois fémurs avec de larges bandes dénudées postéroventrales. Tibias régulièrement épaissis de la base vers l'apex. Ciliation tibiale : microchètes irrégulièrement et régulièrement disposés. Tibia I á rangées régulières sur toutes les faces sauf la base chez *R. humerale* et *fenestrale*, sur la moitié apicale de la face antérieure et presque toute la face externe chez *R. fasciolum*, sur presque toutes les faces antérieure et externe chez *R. fasciatum*. Tibia II presque entiérement à rangées régulières, certaines comportant des soies plus serrées paraissant des lignes continues noires, chez *R. fasciatum* et *humerale*, sur la moitié apicale de la face antérieure et presque toute la face externe, également avec des lignes noires, chez *R. fasciolum* (tibias et tarses II brisés sur le seul exemplaire de *R. fenestrale* disponible). Tibia III : des rangées régulières, dont certaines plus serrées,

Source : MNHN, Paris

sur le tiers apical de toutes les faces, chez toutes les espèces. Tibia I avec une zone sensorielle apicale indistincte formée de soies plus serrées, et un peigne bien développé. Tibia II avec un peigne postérieur réduit et un tout petit peigne entre les éperons. Tibia III avec un petit peigne entre les éperons et un peigne postérieur long, mais formé de soies écartées les unes des autres. Éperons I : 2 : 2. Éperon antérieur subégal á la largeur apicale du tibia, de même que les externes II-III, les internes de ces derniers environ doubles. Tibia I dépourvu de macrochètes, II avec quelques postérieurs, III avec quelques antérieurs et antéro-externes, et une rangée apicale de postérieurs. Tarses longs et minces, le protarse I dépassant le double de la longueur du tibia chez l'espèce-type (2,3 x), de 1,6 à 1,7 fois cette longueur chez les autres espèces. Protarse II un peu plus long que le tibia correspondant, III un peu plus court. Microchétes tarsaux disposés

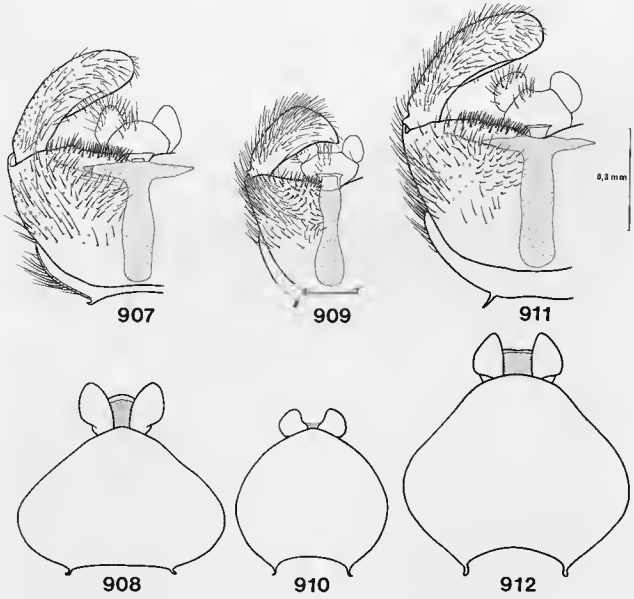


FIG. 907-912. — Genitalia mâles des *Rocetelion* : 907, *R. fenestrale* (Fisher), hypopyge, vue ventrale ; 908, d°, tergite IX (ciliation non représentée) ; 909, *R. fasciatum* (Garrett), hypopyge, vue ventrale ; 910, d°, tergite IX (ciliation non représentée) ; 911, *R. humerale* (Zell.), hypopyge, vue ventrale ; 912, d°, tergite IX (ciliation non représentée). D'après Matile (1988b).

Source : MNHN, Paris

en rangées régulières, macrochètes ventraux courts et largement séparés les uns des autres. Griffes mâles épaisses et serrulées, spinuleuses à la base, griffes femelles plus fines.

Ailes (fig. 900) nettement plus courtes que le corps, étroites, le lobe anal réduit ; plus ou moins enfumées à l'apex (surtout *R. fasciolum* et *humerale*), parfois une tache au bord antérieur (*R. fenestrale*). Pas de macrotriches sur la membrane, sauf dans le champ anal, où ils sont rares et dressés. Sc relativement courte, se terminant entre la base de Rs et l'apex de la cellule basale chez *R. fasciatum*, plus longue, prolongée jusqu'à l'apex de la cellule basale chez les autres espèces. Sc2 présente, faible mais distincte, située avant le milieu de Sc. R1 subrectiligne. R4 présente, oblique, courte (un peu plus longue chez *R. fasciolum*), son apex proche de celui de R1. R4+5 un peu plus longue que R5, avec laquelle elle est pratiquement en continuité. Fusion radiomédiane courte, à peu près de même longueur que le pétiole de la fourche médiane chez *R. fasciatum* et *fasciolum*, un peu plus courte chez *R. fenestrale*, bien plus courte chez *R. humerale*. Cellule basale indistinctement divisée en deux par la base de M, présente sous forme de pli non sclérifié. Toutes les nervures basses atteignant la marge de l'aile. Cu1b régulièrement et faiblement courbée, Cu2 longue et distincte. Anale effacée à l'apex mais atteignant la marge.

Ciliation, face dorsale : C, R1, R4+5, R5 et An. Face ventrale : toutes les nervures nues sauf la costale.

Abdomen mâle : les deux premiers segments cylindriques allongés, les suivants progressivement aplatis et raccourcis, segments apicaux plus larges que les médians. Femelle : abdomen élargi dès le segment II, les segments suivants larges, les côtés de l'abdomen parallèles, puis le segment VII brusquement rétréci. Dernier segment prégénital apparent mâle : VII, dissimulant entièrement le VIII, longueur du tergite VIII entre la moitié de celle du sternite (*fasciatum, fenestrale*) et les deux tiers (*R. humerale*). Dernier segment prégénital apparent femelle : VII.

Genitalia mâles (fig. 902-904, 907-912). — Tergite IX grand, non transverse, plus ou moins arrondi à l'apex et encoché à la base. Sternite IX absent ou fusionné. Cerques petits, arrondis. Chez l'espèce-type, hypoprocte en plaque simple, sclérifiée et ciliée. Chez *R. fenestrale*, une zone basale membraneuse peu étendue, chez *R. humerale*, cette zone basale très étendue, la partie sclérifiée de l'hypoprocte ainsi en forme de fer à cheval. Gonocoxopodites presque entièrement séparés ventralement par une large zone sagittale membraneuse, se prolongeant en triangle de chaque côté, le long de la marge apicale, chez *R. fenestrale* et *humerale* (fig. 907, 911). Synsclérite largement rebordé dorsalement de part et d'autre du tergite IX, la face ventrale ainsi reliée à la dorsale par un pont sclérifié et cilié entourant la base des gonostyles, le tube ainsi formé très court, sa face interne presque transverse ; à ce niveau, des rangées de spinules sombres tranchant nettement sur le reste de la ciliation. Gonostyles aplatis dorsoventralement, simples, à insertion latérale, sans dents apicales ou préapicales plus sclérifiées, mais avec une lame interne plus épaisse. Pointus à l'apex chez *R. fasciatum*, arrondis chez *R. fenestrale* et *humerale*. Pas de soies modifiées Chez *R. fenestrale*, la ciliation est plus rare et plus courte. Phallosome de taille moyenne, occupant presque toute la cavité gonocoxale. Apodèmes gonocoxaux longs, étroits et bien sclérifiés. Phallosome presque entièrement membraneux dorsalement et ventralement ; n'est sclérifiée que l'étroite bande apicale reliant les paramères de part et d'autre, à l'apex (fig. 904). Par contre, paramères dorsaux et ventraux réunis latéralement par une large lame sclérifiée chez l'espèce-type, cette lame moins étendue chez *R. fenestrale* et *humerale*. Apodème éjaculateur court et bien sclérifié.

Genitalia femelles (fig. 905-906, *R. fasciatum*), presque entièrement invaginés dans le segment VII, dont ne dépassent, dorsalement et latéralement, que l'apex du tergite X, les deux tiers du sternite X et les cerques. Tergite VIII entièrement invaginé et membraneux. Sternite VIII entièrement divisé en deux longitudinalement, toute la marge apicale ciliée. Tergite IX membraneux. Sternite IX entièrement interne, relativement bien sclérifié, muni d'expansions latérodorsales creuses. Cerques très minces, allongés, uniarticulés. Sternite X en plaque, très bien développé.

Larve et biologie inconnues.

Répartition. — Région holarctique.

Matériel examiné. — Les quatre espèces connues.

Source : MNHN, Paris

GENRE SETOSTYLUS N. GEN.

Espèce-type : *Keroplatus* (*Euceroplatus*) *singularis* Lane.

Ce genre est proposé pour *Keroplatus bellulus* Williston, 1900 (= *K. fuscithorax* Enderlein ; **n. syn.**), du Mexique et du Brésil, classé par EDWARDS (1929c) dans le sous-genre *Euceroplatus*, *K.* (*Euceroplatus*) *singularis* Lane, 1946, du Brésil, *K.* (*Euceroplatus*) *innotatus* Edwards, 1931c, de Sumatra, et *Cerotelion abdominalis* Sasakawa & Tamu, 1961, du Japon (**nn. comb.**). S'y ajoutent trois espèces inédites de Malaisie, *S. bispinosus*, *rufobrunneus* et *stubbsi*, une du Guatemala, *S. pictipennis*, et une de Panama, *S. bifidus*.

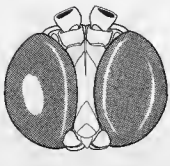
Résultant du démembrement du genre *Euceroplatus auct.* (voir p. 214), ce nouveau taxon est principalement caractérisé par le prosternum cilié, l'anépisterne portant des microchètes dorsaux, les protarses III élargis et les éperons externes III non réduits, presque aussi longs que les internes. Les gonostyles sont prolongés par un processus digitiforme muni d'une longue soie apicale, comme chez la plupart des *Platyroptilon* et certains *Euceroplatus*.

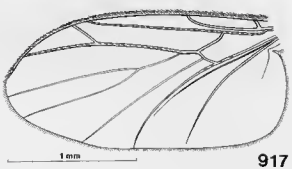
Derivatio nominis : du latin *seta*, poil, et *stylus*, stylet ; allusion à la soie apicale des gonostyles. Genre : masculin.

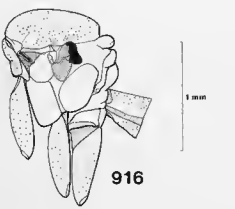
♂. — *Tête* (fig. 913-914) arrondie, aplatie, plus large que haute. Yeux de taille moyenne, occupant un peu moins des deux tiers de la face latérale de la tête, faiblement encochés au-dessus de l'insertion des antennes (fortement chez *S. bifidus*) ; pilosité serrée. Occiput fortement saillant au-dessus du bord dorsal des yeux, couvert de soies couchées, les postoculaires plus longues. Deux ocelles chez l'espèce-type et *S. bifidus*, trois chez toutes les autres espèces. Quand il est présent, ocelle médian plus petit que les latéraux mais non punctiforme, sauf chez *S. pictipennis* et *bispinosus*. Ocelles latéraux éloignés de la marge oculaire par au moins le double de leur propre diamètre. Calus ocellaire nettement délimité, divisé en deux par un profond sillon chez l'espèce-type et *S. bifidus*, ce sillon prolongé en arrière sur l'occiput, un peu en avant sur le front. Chez les autres espèces, le sillon est effacé au niveau de l'ocelle médian ; il est pratiquement absent chez *S. rufobrunneus*. Front large, déprimé sur la ligne médiane, puis soulevé et prolongé ventralement par un petit tubercule frontal nu et peu saillant. Chez l'espèce-type seulement, des soies frontales latérales disposées en deux rangées le long de la marge oculaire. *Antennes* : scape en cylindre court, plus petit que le pédicelle, celui-ci en entonnoir légèrement prolongé par un bec ventral. Chez *S. innotatus*, *abdominalis* et *stubbsi*, le scape est lui aussi prolongé en bec ventral, tandis que celui du pédicelle est plus développé encore. Flagelle élargi et aplati, formé de 14 articles à pédoncule très court (fig. 915). Dernier flagellomère un peu plus long que large, apiculé seulement chez *S. singularis*. De longs macrochètes dorsaux. Ventralement, chacun des flagellomères 1 à 12 ne porte qu'un seul macrochète, subapical, bien plus court que les dorsaux. Chez *S. pictipennis*, toutefois, les premiers flagellomères portent deux ou trois macrochètes au lieu d'un seul, tandis qu'au contraire *S. rufobrunneus* et *bispinosus* en sont dépourvus. Face étroite, peu sclérifiée, dénudée. Clypéus saillant en avant des yeux, cilié. Trompe très courte, l'ensemble trompe + palpes ne dépassant pas le bord ventral des yeux. Chez l'espèce-type, hypopharynx non sclérifié. Labelles très courtes, longuement ciliées ventralement. Palpes réduits à un petit palpifère et à un seul palpomère, dressé en avant, sclérifié et cilié à la face externe, où il porte de petites cryptes sensorielles (décelées chez l'espèce-type), membraneux à la face interne. En général, palpomère plus court que le clypéus, atteignant à peu près sa longueur chez *S. pictipennis*, *bispinosus* et *rufobrunneus*.

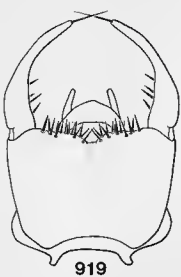
Thorax (fig. 916) peu arqué. Prothorax petit, le postpronotum fortement rétréci au milieu. Antépronotum cilié, angle postérieur du proépimère situé au-dessous de la suture anapleurale. Prosternum peu saillant, cilié à la marge et sur le disque. Scutum à pilosité uniformément répartie, moins serrée et plus dressée que chez *Euceroplatus*, soies latérales et préscutellaires plus longues. Scutellum semi-circulaire, portant des soies discales chez toutes les espèces sauf *S. bifidus*, *bispinosus* et *rufobrunneus*. Soies scutellaires marginales longues, certaines d'entre elles dépassant le double de la longueur du scutellum. Médiotergite dénudé, anguleux arrondi, ne dépassant pas en arrière le niveau du scutellum. Aire membra-

Source : MNHN, Paris









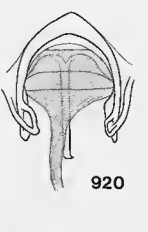


FIG. 913-920. — *Setostylus singularis* (Lane) : 913, tête, vue frontale ; 914, ♂, vue latérale ; 915, antenne, vue latérale (microchètes non représentés) ; 916, thorax, hanches et premier segment abdominal, vue latérale ; 917, aile, face dorsale ; 918, hypopyge, vue dorsale (soies ordinaires non représentées) ; 919, ♂, vue ventrale (♂') ; 920, phallosome, vue dorsale.

neuse sous-scutellaire en bandelette transversale. Pas de soies scabellaires. Pleures dénudées, sauf le proépisterne et l'anépisterne, ce dernier portant des soies, parfois réduites à un ou deux cils, dans l'angle antérodorsal. Des soies prostigmatiques postérieures. Une fissure anépisternale courte et étroite. Mésépimère réduit en hauteur et rétréci presque jusqu'à sa marge dorsale. Suture médiopleurale fortement anguleuse, fosse médiopleurale profonde. Latérotergite dénudé, son grand axe oblique, fortement saillant au-dessus du métépisterne, celui-ci bien plus long que haut.

Pattes. — Hanches I un peu plus courtes que

Source : MNHN, Paris

les II-III, qui sont subégales (fig. 916). Hanches I ciliées à la face antérieure et à la face externe, II à la face antérieure sauf à la base, III à l'apex et le long du bord postérieur de la face externe. Pas de soies coxales postérieures. Fémurs normaux, à pilosité couchée, les soies ventrales nettement plus longues que les dorsales. De larges bandes dénudées subventrales. Tibias I et II régulièrement élargis de la base vers l'apex, les III plus ou moins fortement élargis. Microchètes disposés en rangées régulières toutes semblables. Éperons 1 : 2 : 2. Éperon antérieur un peu plus long que la largeur apicale du tibia (*S. singularis, pictipennis, rufobrunneus*), de même longueur (*S. bispinosus*), ou au contraire près du double de cette largeur (*S. bifidus*) ou double (*S. abdominalis, innotatus, stubbsi*), atteignant même le triple chez *S. bellulus*. Éperon interne II atteignant près du double de la largeur apicale du tibia, plus du double chez *S. bifidus* ; éperon externe subégal à la largeur apicale du tibia, plus court chez *S. innotatus, bellulus* et les trois espèces de Malaisie, très réduit chez *S. bifidus*. Éperon interne III seulement un peu plus long que le II, et donc inférieur au double de la largeur du tibia élargi. Éperon externe III aussi long, ou un peu plus court, que l'interne. Chez *S. abdominalis*, l'éperon interne III dépasse le double de la largeur apicale du tibia et l'externe est un peu plus court. Tibia I avec un petit peigne externe hyalin, en général peu visible, mais particulièrement distinct chez *S. rufobrunneus*. Tibia II dépourvu de peigne antérieur, un petit peigne entre les éperons et un peigne postérieur. Tibia III avec le jeu complet de peignes. Tibia I sans macrochètes, les II et III avec seulement quelques postérieurs apicaux, sauf chez *S. abdominalis, innotatus* et *rufobrunneus* ; *S. abdominalis* avec des macrochètes antérieurs et quelques antéroventraux au tibia III, les deux autres espèces avec quelques antérieurs aux tibias II et III. Tarses : protarse I le plus souvent plus long que le tibia, mais bien inférieur au double. De même longueur que le tibia chez *S. stubbsi* et *abdominalis*, 1,5 fois la longueur du tibia chez *S. bispinosus*. Protarses II et III plus courts que les tibias correspondants, portant des macrochètes ventraux en rangées régulières. Tarses III proportionnellement plus épais que les II. Griffes courtes, mais épaisses.

Ailes (fig. 917) larges, un peu plus courtes que l'abdomen, hyalines, sauf chez *S. abdominalis* et surtout *S. pictipennis* (fig. 938-939), avec quelques taches faibles chez *S. innotatus*. Membrane dépourvue de macrotriches, sauf quelques-uns dans l'angle anal. Costale se terminant un peu avant l'apex de l'aile ou à son niveau, dépassant largement l'embouchure de R5. Sc généralement longue, se terminant au niveau de l'apex de la fusion radiomédiane ou peu avant, mais au niveau de sa base chez *S. abdominalis* et *stubbsi*. Sc2 absente. R1 longue et subrectiligne. R4 longue, oblique, son extrémité éloignée de l'apex de R1 par environ la moitié de sa propre longueur. R4+5 et R5 formant une courbe continue et peu prononcée. Cellule basale sans trace longitudinale. Fusion radiomédiane bien plus courte que le pétiole de la fourche médiane chez l'espèce-type, *S. bifidus* et *S. rufobrunneus*, de un peu plus courte à un peu plus longue chez les autres espèces. M2 et M4 prolongées jusqu'à la marge de l'aile. Cu1b fortement et régulièrement courbée, Cu2 longue. Anale interrompue un peu avant la marge de l'aile, sauf chez *S. bispinosus* et *bifidus*, où elle s'arrête largement avant la marge.

Ciliation, face dorsale : C, R1, R4+5, R5, anale sur toute sa longueur (*S. bispinosus*) ou presque toute (*S. rufobrunneus*), ou seulement sur la moitié basale (toutes les autres espèces). Face ventrale : toutes les nervures nues sauf la costale.

Abdomen mâle cylindrique aplati, les sept premiers segments et la marge apicale du huitième visibles avant l'hypopyge, celui-ci capable de rotation. Pas de sclérite intercalaire.

Genitalia mâles (fig. 918-920, 921-937, 940). — Espèce-type (fig. 918-920) : tergite IX bien développé, mais pas plus long que le synsclérite gonocoxal ; trapézoïdal à angles arrondis, ne recouvrant pas dorsalement la totalité de la face dorsale des gonocoxopodites. Sternite IX absent ou fusionné. Cerques de taille moyenne, ciliés à la face externe. Hypoprocte plus court, sclérifié, cilié ventralement. Gonocoxopodites fusionnés ventralement, le synsclérite portant à l'apex, sur la ligne médiane, une petite aire membraneuse. De part et d'autre de cette zone, des soies spiniformes sur la marge postérieure du synsclérite. Gonocoxopodites rebordés dorsalement, où ils portent des soies, mais ne formant pas de pont autour de la base des gonostyles, ceux-ci à insertion latérale, longs, relativement étroits à la base, où ils sont ciliés et portent quelques soies spiniformes plus fortes ; digitiformes et dénudés à l'apex, sauf une forte soie apicale noire.

Source : MNHN, Paris

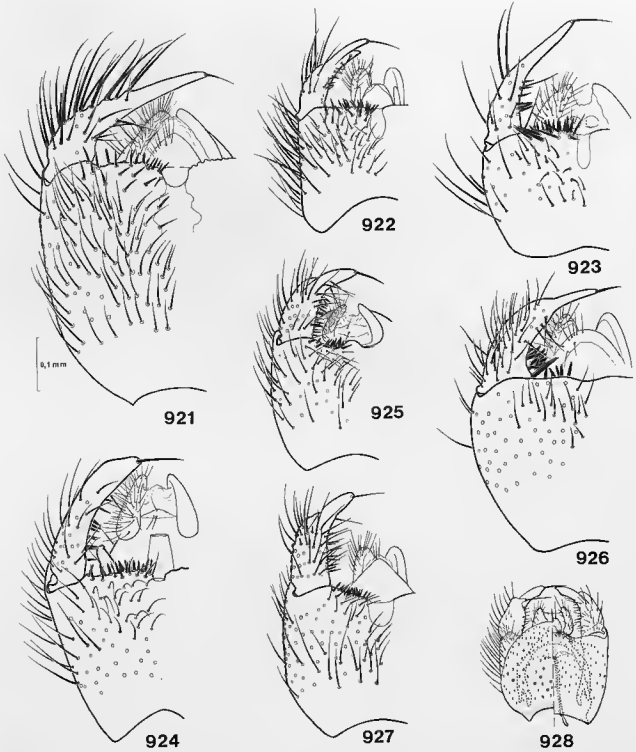


FIG. 921-928. — Hypopyge mâle des *Setostylus*, vue ventrale (sauf fig. 928) : 921, *S. pictipennis* n. sp. (holotype) ; 922, *S. bifidus* n. sp. (d°) ; 923, *S. bellulus* (Will.) ; 924, *S. rufobrunneus* (holotype) ; 925, *S. stubbsi* n. sp. (d°) ; 926, *S. bispinosus* n. sp. (d°) ; 927, *S. innotatus* (Edw.) (d°) ; 928, *S. abdominalis* (Sasakawa & Tamu), demi-face dorsale à droite, demi-face ventrale à gauche (d°).
Fig. 928 d'après Sasakawa & Tamu (1961).

Source : MNHN, Paris

Phallosome (fig. 920) court, non prolongé basalement dans les segments prégénitaux, distiphallus membraneux. Paramères dorsaux soudés l'un à l'autre en fer à cheval, paramères ventraux formant à la base une lame large, le reste soudé aux paramères dorsaux.

Variations. — L'hypopyge de *S. bellulus* (fig. 923, 932) est très proche de celui de *S. singularis*, mais les gonostyles portent un petit processus auriculaire dorsal. Il en va de même chez *S. bifidus*, où ce processus est beaucoup plus grand (fig. 922). *S. pictipennis* se distingue par la plus grande étendue de la zone membraneuse du synsclérite gonocoxal, qui se prolonge sur presque toute sa longueur (fig. 921, 940). Fait unique, cette zone membraneuse porte cependant des macrochètes, dont les latéraux sont implantés sur des digitations émanant de la zone sclérifiée. Chez cette même espèce, les épines marginales du synsclérite sont plus dispersées que chez les précédentes et débordent sur la marge ventrale. Les gonostyles portent un processus dorsal triangulaire plus développé que chez *S. bellulus*. Le phallosome diffère de celui de toutes les autres espèces par les paramères dorsaux élargis en T à l'apex, et les paramères ventraux qui émettent ventralement un fort processus spiniforme, noir, et un autre plus faible (voir fig. 1193, p. 525). Chez les autres espèces, les gonostyles sont plus larges à la base. Les soies spiniformes de la marge interne sont disposées en rangées plus ou moins régulières, ou en groupe basal (*S. bispinosus*, fig. 926). Les paramères ventraux, également soudés aux dorsaux, ont une base en baguette mince. Chez *S. innotatus* (fig. 927) et *stubbsi* (fig. 925), la digitation

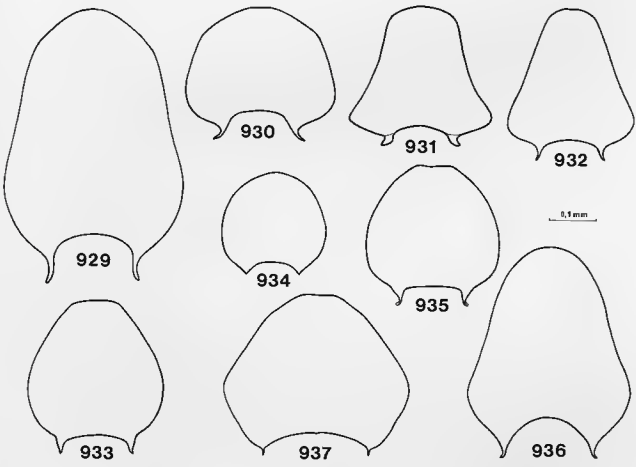


FIG. 929-937. — Tergite IX des mâles de *Setostylus* (ciliation non représentée) : 929, *S. pictipennis* n. sp. (holotype) ; 930, *S. singularis* (Lane) (paratype) ; 931, *S. bifidus* n. sp. (holotype) ; 932, *S. bellulus* (Will.) ; 933, *S. innotatus* (Edw.) (holotype) ; 934, *S. abdominalis* (Sasakawa & Tamu) (d°) ; 935, *S. stubbsi* n. sp. (d°) ; 936, *S. rufobrunneus* n. sp. (d°) ; 937, *S. bispinosus* n. sp. (d°).
Même échelle, sauf fig. 934, d'après Sasakawa & Tamu (1961), sans échelle.

Source : MNHN, Paris

gonostylaire est fortement raccourcie, phénomène existant à un moindre degré chez *S. abdominalis* (fig. 928). Chez ces trois espèces, les gonostyles portent un petit lobe dorsal muni d'une longue soie apicale. Chez *S. rufobrunneus* et *bellulus*, il n'y a pas de processus gonostylaire dorsal. Le phallosome de *S. rufobrunneus* montre des paramères dorsaux indépendants l'un de l'autre à l'apex, largement séparés par une digitation médiane (fig. 1193), tandis que celui de *S. bifidus* a des paramères dorsaux réunis en fer à cheval à l'apex (fig. 1194) ; chez cette même espèce, un long processus gonostylaire dorsal. Chez *S. bispinosus*, la base des gonostyles porte un lobe auriculaire muni de spinules bien développées (fig. 926) ; les paramères dorsaux sont contigus, mais non soudés en fer à cheval.

Femelle, larve et biologie inconnues.

Répartition. — Règions néotropicale (sauf la sous-région chilienne), orientale et est-palèarctique (Japon).

Matériel examiné. — Toutes les espèces connues (mais genitalia de *S. abdominalis* perdus), ainsi que les espèces décrites ci-dessous des régions néotropicale et orientale.

Clé des espèces néotropicales

1. — Deux ocelles ; fusion radiomédiane bien plus courte que le pétiole de la fourche médiane 2
   — Trois ocelles ; fusion radiomédiane subégale au pétiole de la fourche médiane 3
2. — Dernier flagellomère antennaire apiculé ; des soies scutellaires discales ; anale atteignant presque la marge de l'aile. Hypopyge mâle : fig. 918-920, 930. Brésil, Nicaragua [40] ..... ***singularis*** (Lane)
   — Dernier flagellomère non apiculé ; pas de soies scutellaires discales ; anale interrompue largement avant la marge alaire. Hypopyge mâle : fig. 922, 931. Panama ..... ***bifidus*** n. sp.
3. — Aile vivement tachée de brun (fig. 939) ; éperon tibial I subégal à la largeur apicale du tibia. Hypopyge mâle : fig. 921, 929, 940. Guatemala ..... ***pictipennis*** n. sp.
   — Aile hyaline ; éperon I atteignant 3 fois la largeur apicale du tibia. Hypopyge mâle : fig. 923, 932. Amérique Centrale, Brésil ..... ***bellulus*** (Will.)

Clé des espèces asiatiques

1. — Aile largement enfumée à l'apex, une petite tache au niveau du pétiole de la fourche médiane (fig. 938). Hypopyge mâle : fig. 928, 934. Japon (Kyushu) ..... ***abdominalis*** (Sas. & Tamu)
   — Aile hyaline ou très faiblement ombrée par places 2
2. — Pas de macrochètes antennaires ventraux, ni de soies scutellaires discales 3
   — Des macrochètes antennaires ventraux et des soies scutellaires discales 4

40. Connu jusqu'ici du Brésil seulement. Nouvelle localité : Nicaragua, Zelaya, El Recréo, végétation secondaire, piège de Malaise, X.1984, 1 ♂ (*Chr. Amédégnato & S. Poulain*).

Source : MNHN, Paris

3. — Scutum brun-noir, une bande transverse antérieure jaunâtre ; pattes entièrement jaune-roux ; abdomen : tergites roux, sternites jaunes. Hypopyge : fig. 926, 937. Malaisie ..... ***bispinosus*** n. sp.

— Scutum brun-roux, calus huméraux jaunes ; pattes jaunes, hanches II-III brunies à l'apex, aussi la base du fémur III ; abdomen : segments III-V avec une bande apicale brune. Hypopyge mâle : fig. 924, 936. Malaisie ..... ***rufobrunneus*** n. sp.

4. — Antennes entièrement noires, scape et pédicelle sans becs ; aile légèrement ombrée sur la première cellule radiale et entre R5 et M2 ; scutum et latérotergite bruns. Hypopyge mâle : fig. 927, 933. Sumatra ..... ***innotatus*** (Edw.)

— Antennes : scape et pédicelle roux, chacun avec un bec ventral ; aile hyaline ; scutum roux, jauni en avant, deux lignes brunes en V ; latérotergite jaune roux. Hypopyge mâle : fig. 925, 935. Malaisie ..... ***stubbsi*** n. sp.

Setostylus bifidus n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 2,4 mm. Tête : occiput brun-noir. Deux ocelles, chacun sur un calus saillant, le sillon médian profond. Ocelles grands, séparés de la marge oculaire par environ le double de leur propre diamètre. Antennes entièrement brunes, y compris le scape et le pédicelle, ces deux articles dépourvus de bec distinct. Macrochètes flagellaires dorsaux longs, les ventraux très courts. Face et clypéus jaunes. trompe et palpes bruns, le dernier palpomère très petit, ovoïde, plus court que le clypéus.

Thorax : prothorax roux médialement, brun latéralement ; prosternum roux. Scutum roux, deux étroites bandes brunes réunies en V avant la marge postérieure. Scutellum brun-roux, nu sur le disque, soies marginales longues. Médiotergite jaune-roux. Sclérites pleuraux brun sombre, latérotergite bruni à la marge postérieure. Une rangée de soies prostigmatiques postérieures. Pattes : hanches roux sombre. Fémurs jaune sale, le III indistinctement assombri à l'apex. Tibias et tarses roux sombre. Protarse I 1,1 fois la longueur du tibia. Ailes jaunâtres, sans taches. Sous-costale se terminant au niveau du milieu de la fusion radiomédiane, celle-ci inférieure à la moitié de la longueur du pétiole de la fourche médiane. Anale interrompue largement avant la marge de l'aile. Balanciers à pédicelle jaune et capitule noir.

Abdomen roux, les tergites étroitement brunis aux incisures, les sternites avec une bande apicale brune plus large. Hypopyge (fig. 922) roux sombre. Tergite IX (fig. 931) plus long que large, convexe à l'apex, concave latéralement, profondément encoché à la base. Cerques grands, hypoprocte simple, d'un quart plus court que les cerques. Synsclérite gonocoxal quadrangulaire, largement encoché à la base. Une petite zone membraneuse apicale médiane, de nombreuses épines de part et d'autre. Gonostyles peu élargis à la base, progressivement rétrécis, un processus apical ventral mince prolongé par une soie courte, un processus dorsal particulièrement distinct, cilié ventralement ; ainsi, le lobe dorsal un peu plus court que le ventral.

Phallosome (fig. 1195-1196, p. 525) : apodèmes gonocoxaux minces et allongés, bien sclérifiés. Ensemble du phallosome situé en retrait dans la cavité hypopygiale, son apex éloigné de la marge apicale. Paramères dorsaux réunis en un large fer à cheval. Paramères ventraux prolongés distalement en baguette très fine, recourbée à l'apex, dépassant légèrement la marge apicale du synsclérite. Basalement, paramères élargis, et prolongés à la base en un bec ventral obtus, l'ensemble largement fusionné avec les paramères dorsaux. Apodème éjaculateur en longue baguette mince, dépassant largement la marge proximale du synsclérite.

Holotype mâle : Panama, Canal Zone, Gamboa, Pipeline Rd., 07.1967, piège de Malaise (*W. W. Wirth*). US National Museum, Washington.

Source : MNHN, Paris

Setostylus pictipennis n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 4 mm. Tête : occiput brun-noir, brun-jaunâtre en arrière. Calus ocellaire noir, indistinctement délimité. Ocelle médian punctiforme, ocelles latéraux éloignés de la marge oculaire par environ leur plus grand diamètre. Front brun-noir. Antennes entièrement brun-noir, scape et pédicelle avec un très faible bec ventral. Macrochètes flagellaires dorsaux longs, les ventraux très courts, au nombre de deux ou trois sur les premiers flagellomères. Face jaune, une tache brune très nette au-dessus du clypéus, celui-ci roux. Trompe et palpes jaunes, palpomère ovoïde.

Thorax : prothorax jaune, sauf la partie ventrale de l'antépronotum, l'épisterne et l'épimère, bruns. Scutum brun, calus huméraux brunis. Scutellum brun, portant quelques soies discales. Médiotergite jaune-brunâtre. Sclérites pleuraux jaune-brunâtre, latérotergite, métépimère et métépisterne plus sombres. Pattes : hanches I jaunes, II brunies sur la moitié apicale de la face externe, III presque entièrement brunies. Seule subsiste une patte antérieure, jaune à éperon noir. Protarse I à peine plus long que le tibia.

Ailes (fig. 939) hyalines, fortement marquées de brun de l'extrémité de la fusion radiomédiane, en oblique, jusqu'à la costale, la coloration brune s'étendant entre R4+5 et R5 et la costale, ainsi que tout le quart apical de l'aile, également entre R4+5 et le pétiole de la fourche médiane, et encore, étroitement, la base de celle-ci ; aussi une petite tache brune sur Cu1b. Fusion radiomédiane égale à la moitié du pétiole de la fourche médiane. Balanciers : pédicelle jaune, capitule noir.

Abdomen : tergite I brun sombre, les tergites suivants d'un brun plus clair, largement jaunis à la base, tergites VI-VII d'un brun plus sombre. Sternites I-II bruns, III-V jaunes à large bande apicale brune, VI-VII brun sombre. Segment VIII et hypopyge (fig. 921, 940) brun sombre. Tergite IX nettement plus long que large (fig. 929). Cerques petits, lamelliformes. Synsclérite gonocoxal longuement desclérifié médialement, portant à ce niveau quelques soies dont les externes ont la base englobée par des digitations de l'aire sclérifiée (fig. 940) ; de part et d'autre, quelques épines dispersées. Gonostyles simples, portant un petit processus triangulaire dorsal, progressivement rétrécis, pas de soies modifiées plus épaisses, sauf une longue soie apicale (fig. 921). Paramères ventraux prolongés par deux processus de chaque côté, l'antérieur peu sclérifié, le postérieur très noir, spiniforme (*cf.* fig. 1193, p. 525).

Holotype mâle : Guatemala, San Marcos, 11,5 km NW San Marcos, 15°01′ N, 91°48′ W, 3 000 m, 24-25.05.1973 (*Herwin & Hevel Central American Expedition*). US National Museum,

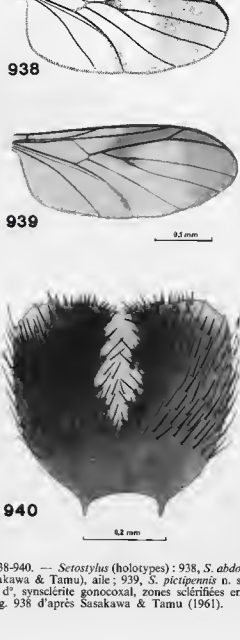


FIG. 938-940. — *Setostylus* (holotypes) : 938, *S. abdominalis* (Sasakawa & Tamu), aile ; 939, *S. pictipennis* n. sp., ♂ ; 940, ♂, synsclérite gonocoxal, zones sclérifiées en grisé. Fig. 938 d'après Sasakawa & Tamu (1961).

Source : MNHN, Paris

Washington. La localité type représente, á ma connaissance, le record absolu d'altitude pour un Keroplatidae.

Setostylus bispinosus n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 4 mm. Tête : occiput brun-noir, plus clair en arrière des ocelles. Calus ocellaire noir, nettement délimité, traversé par un sillon médian profond. Ocelle médian punctiforme, ocelles latéraux petits, éloignés de la marge oculaire par environ le triple de leur plus grand diamètre. Front brun. Antennes : scape et pédicelle jaune-brunâtre, dépourvus de bec ventral. Flagelle brun sombre, les flagellomères basaux plus clairs sur les deux tiers dorsaux ; pas de macrochétes ventraux. Face, trompe et palpes roussâtres, le dernier palpomère allongé, égal à la moitié de l'ensemble face + clypéus.

Thorax : prothorax brun-jaunâtre. Scutum brun-noir, une bande antérieure plus claire, jaunâtre, s'étendant d'un calus huméral à l'autre. Scutellum noirâtre, plus clair sur le disque, qui est dépourvu de soies. Médiotergite jaune-roux. Pleures jaune-roux, latérotergite brun. Pattes entiérement jaune-roux. Protarse I 2,5 fois plus long que le tibia. Ailes jaunâtres, sans taches. Sous-costale se terminant avant le niveau du milieu de la fusion radiomédiane, celle-ci un peu plus longue que le pétiole de la fourche. Anale interrompue un peu après le niveau de la perpendiculaire passant par la base de la fusion radiomédiane. Balanciers roux á capitule brun-noir.

Abdomen : tergites roux, sternites jaunes, sauf le segment VII, bruni. Hypopyge (fig. 926) : tergite IX large, arrondi à l'apex (fig. 937). Cerques petits, atteignant á peine le niveau de la base du processus gonostylaire. Synsclérite gonocoxal á peine encoché à l'apex, des épines peu nombreuses de part et d'autre de la ligne médiane. Gonostyles larges á la base, progressivement rétrécis, un processus apical distinct, mince, prolongé par une soie courte ; deux fortes épines basales ventrales, des épines internes courtes, limitées au tiers basal et situées sur un processus auriculaire dorsal. Phallosome : paramères dorsaux non fusionnés à l'apex.

Holotype mâle : Malaisie, Perak, Larut Hills, lumière, 4 500', 27.03.1932 (*H. M. Pendlebury*). British Museum (Nat. Hist.), Londres. *S. bispinosus* se distinguera des autres espéces malaises par son hypopyge, avec ses deux épines gonostylaires basales et son lobe dorsal spinuleux, ainsi que par l'ornementation scutale et l'abdomen unicolore.

Setostylus rufobrunneus n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 4 mm. Tête : occiput brun-roux, calus ocellaire brun-noir, pas de sillon médian. Ocelle médian petit, mais non punctiforme. Ocelles latéraux moyens, séparés de la marge oculaire par le double de leur plus grand diamétre. Front brun, roux sur la ligne médiane. Antennes : scape et pédicelle roux marqués de brunâtre, dépourvus de bec ventral. Flagelle brun, sans macrochétes ventraux. Face jaune, trompe et palpes jaune-roux, dernier palpomére petit, environ aussi long que le clypéus.

Thorax : prothorax jaune dorsalement, brun ventralement, mais le prosternum jaune. Scutum brun-roux, calus huméraux largement jaunis. Scutellum brun, dépourvu de soies discales. Médiotergite roux. Pleures rousses, seuls le métépisterne et le métépimère bruns. Pattes jaunes, hanches II légérement brunies à l'apex, III plus largement, ainsi que la base des fémurs III. Protarse I 1,5 fois plus long que le tibia. Ailes jaunâtres, sans taches. Sous-costale se terminant au niveau du milieu de la fusion radiomédiane, celle-ci distinctement plus courte que le pétiole de la fourche médiane (1 : 1,5). Anale interrompue peu avant la marge de l'aile. Balanciers á pédicelle jaune et capitule brun. Abdomen jaune-roux, les tergites et les sternites III-V avec une bande apicale brune ; segments VI-VII bruns.

Hypopyge (fig. 924) brun. Tergite IX nettement plus long que large (fig. 936). Cerques longs, atteignant presque le niveau de l'apex des gonostyles. Synsclérite gonocoxal nettement mais étroitement encoché sur la ligne médiane ; de part et d'autre, de nombreuses épines s'étendant jusqu'á la base des gonostyles. Gonostyles étroits à la base, processus gonostylaire non nettement individualisé, soie apicale longue ; soies différenciées courtes, réparties sur les deux tiers basaux. Paramères dorsaux indépendants l'un de l'autre (fig. 1194, p. 525).

Holotype mâle : Malaisie, Perak, Larut Hills,

Source : MNHN, Paris

4 500', 15-12.02.1932 (*H. M. Pendlebury*). British Museum (Nat. Hist.), Londres. Sur le plan de la coloration, *S. rufobrunneus* est assez proche de *S. stubbsi*, dont il se distinguera surtout par l'absence de bandes scutales. Les gonostyles non rétrécis á l'apex sont caractéristiques de l'espéce.

Setostylus stubbsi n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 2,5 mm. Tête : occiput brun á pruinosité grise, calus ocellaire cordiforme, bien délimité, sillon médian mousse. Ocelle médian petit mais non punctiforme. Ocelles latéraux de taille moyenne, éloignés de la marge oculaire par le double de leur plus grand diamétre. Antennes : scape et pédicelle roux ; flagelle (brisé aprés le quatriéme flagellomére) brun. Scape et pédicelle avec un bec ventral distinct, quelques macrochétes flagellaires ventraux, courts. Dernier palpomère très petit, plus court que le clypéus, ovoïde. Face et trompe jaunes, palpes roux.

Thorax : prothorax jaune, sauf le proépimére, brun. Scutum roux, sauf le quart antérieur, jaune, et deux faibles lignes brunes, en V dont les branches seraient écartées en avant vers les calus buméraux. Scutellum brun, jaune á la base, portant de longues soies discales. Médiotergite jaune. Pleures jaune-roux, l'anépisterne, le métépisterne et le métépimére légérement brunis. Pattes jaunes, hanches II faiblement brunies dans le tiers apical, III plus fortement, presque noires le long de la marge postérieure. Fémur II étroitement bruni á la base, III plus largement et plus fortement. Protarse I de même longueur que le tibia. Ailes jaunâtres, sans taches. Sous-costale se terminant trés peu aprés le niveau de la base de la fusion radiomédiane, celle-ci un peu plus courte que le pétiole de la fourche médiane. Les ailes sont déchirées à la marge postérieure et la termination de la nervure anale n'est pas visible ; sur un autre exemplaire, cette nervure est prolongée presque jusqu'á la marge. Balanciers à pédicelle jaune et capitule brun.

Abdomen : tergites bruns, les II-IV avec une large tache basale jaune de part et d'autre. Sternite I jaune, étroitement bordé de brun à l'apex, II jaune au milieu, brun latéralement, III-IV bruns le long des marges latérales et de la marge apicale, sternites suivants bruns. Hypopyge (fig. 925) brun. Tergite IX grand, aussi long que large (fig. 935). Cerques courts, ne dépassant pas la moitié de la longueur des gonostyles. Synsclérite gonocoxal non encoché à l'apex, au contraire formant á ce niveau une petite bosse médiane ; légérement désclérifié sur la ligne sagittale. De courtes épines entre la bosse et la base des gonostyles. Gonostyles larges á la base puis rétrécis, formant un processus apical peu distinct mais large, muni d'une longue soie apicale ; de courtes soies modifiées sur les deux tiers basaux.

Holotype mâle : Malaisie occidentale, Penang, Tebk Bahang, 6.01.1973 (*A. E. Stubbs*), BMNH 1974-87. Holotype au British Museum (Nat. Hist.), Londres.

Un exemplaire sans abdomen (mâle d'aprés les griffes) ne différe de l'holotype que par des détails de coloration ; il appartient trés vraisemblablement á cette espéce mais je préfére ne pas le désigner comme paratype faute d'en connaître les genitalia. Péninsule malaise, Pahang, Fraser's Hill, 4 000', 25.01.1929 (*H. M. Pendlebury*). Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. *S. stubbsi* est la seule espéce malaise dont scape et pédicelle présentent un bec ventral ; il se distinguera aussi par l'ornementation scutale et abdominale, et par les genitalia.

Genre Tergostylus Matile

Tergostylus Matile, 1988a : 74. Espèce-type : *Euceroplatus plokiophilus* Matile, 1973b, par désignation originale.

J'ai récemment proposé ce genre pour les espéces afrotropicales classées par Tollet (1955) dans les *Cerotelion* : *T. alberti* et *flavifemoratus*, ainsi que pour celles décrites par moi-méme (Matile, 1973b, 1974a) comme *Euceroplatus* : *brevistylus, incolumis* et *plokiophilus* (Matile, 1988a). J'ai décrit dans le même travail *T. couturieri*, de Côte d'Ivoire. Le genre est surtout caractérisé par ses genitalia mâles, avec le tergite IX recouvrant presque toute la face dor-

Source : MNHN, Paris

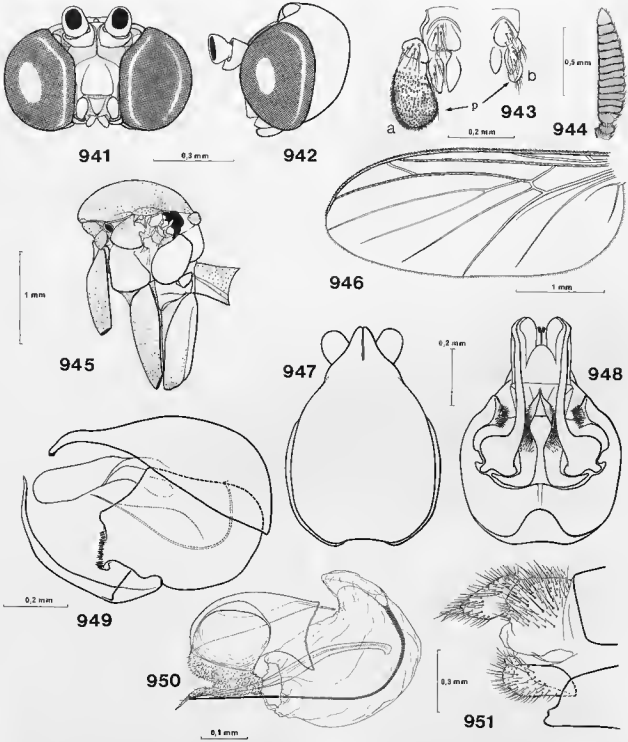


FIG. 941-951. — *Tergostylus* : 941, *T. plokiophilus* (Mat.), tête, vue frontale ; 942, ♂, vue latérale ; 943, *T. incolumis* (Mat.), pièces buccales et palpes ; a : ♀ ; b : ♂ ; 944, *T. plokiophilus*, antenne, vue latérale ; 945, ♂, thorax, hanches et premier segment abdominal, vue latérale ; 946, ♂, aile, face dorsale ; 947, ♂, hypopygе mâle, vue dorsale (soies ordinaires non représentées) ; 948, ♂, vue ventrale ; 949, ♂, vue latérale ; 950, ♂, phallosome, vue latérale ; 951, *T. incolumis*, terminalia femelles, vue latérale.
Fig. 943 et 951 d'après Matile (1974a).

Source : MNHN, Paris

sale de l'hypopyge, ainsi que par le prosternum cilié (nu chez *Euceroplatus*) et les éperons externes III réduits.

♂♀. — *Tête* (fig. 941-942) arrondie, légèrement aplatie d'avant en arrière, plus large que haute. Yeux grands, occupant environ les deux tiers de la face latérale de la tête, très légèrement encochés au niveau de l'insertion des antennes ; pilosité serrée. Occiput fortement saillant au-dessus du bord dorsal des yeux, couvert de courtes soies couchées, les postoculaires plus longues et plus dressées. Trois ocelles sur un calus distinct, dépourvu de sillon médian. Le plus souvent ocelles latéraux de grande taille, le médian moyen (punctiforme chez *T. couturieri*), les ocelles latéraux éloignés de la marge oculaire par environ leur propre diamètre (un peu plus chez *T. couturieri*). Chez *T. incolumis*, ocelles latéraux plus petits et éloignés des yeux par le double de leur plus grand diamètre. Front large, sillon médian indistinct, prolongé par un tubercule frontal bien développé, dénudé. Antennes : scape cylindrique et pédicelle en entonnoir, sans bec ventral chez *T. plokiophilus* et *incolumis*, avec un petit bec ventral chez *T. alberti* et *brevistylus* (très petit), nettement plus long chez *T. flavifemoratus* et *couturieri*. Flagelle (fig. 944) élargi et aplati, formé de 14 articles à pédoncule très court. Dernier flagellomère non apiculé. Des macrochètes dorsaux et ventraux, ces derniers très courts, sauf chez *T. incolumis*, où ils sont presque aussi longs que les dorsaux. Également quelques macrochètes internes et externes. Souvent le dernier flagellomère, parfois aussi l'avant-dernier, jaune ou blanc. Dernier flagellomère brun chez *T. incolumis* et *flavifemoratus*, ainsi que chez la femelle de *T. alberti*. Face peu sclérifiée, large en haut, réduite ventralement à deux étroites bandelettes latérales. Clypéus indistinctement séparé dorsalement de la face, ventralement formant un sclérite saillant nettement en avant des yeux et longuement cilié, largement dénudé au milieu chez *T. brevistylus*, *couturieri* et *incolumis*, plus étroitement chez *T. alberti*. Trompe très courte, l'ensemble trompe + palpes ne dépassant pas le bord ventral des yeux. Hypopharynx non sclérifié. Labelles très courtes, ciliées ventralement. Palpes réduits à un très petit palpifère, seulement sclérifié et cilié ventralement, et à un palpomère unique, globuleux, dressé en avant, la face externe portant de petites cryptes sensorielles, la face interne membraneuse (fig. 943b). Chez la femelle de *T. incolumis*, les palpes sont beaucoup plus développés que chez le mâle : ils sont très gros, ovoïdes et couverts de microchètes ras et serrés (fig. 943a). Ce cas de dimorphisme sexuel était considéré comme unique chez les Mycetophiloïdea (MATILE, 1974a, VOCKEROTH, 1981), mais on a vu qu'il existe aussi, quoique moins prononcé, chez les *Euceroplatus* et les *Heteropterna* ; c'est aussi le cas chez *T. alberti*, où les palpes femelles sont plus gros que ceux des mâles, mais beaucoup moins que chez *T. incolumis*.

Thorax (fig. 945). — Forme générale peu arquée. Prothorax petit, le postpronotum très fortement rétréci au milieu. Antépronotum avec quelques soies dressées. Prosternum peu saillant, portant de longues soies marginales, dont les plus dorsales atteignent le bord externe des hanches antérieures. Angle postéroventral du proépimère situé au-dessous de la suture anapleurale. Scutum à pilosité serrée, couchée, uniformément répartie, les soies marginales et préscutellaires plus longues ; chez *T. flavifemoratus*, pilosité plus serrée et nettement plus longue. Scutellum semi-circulaire, portant dans la moitié apicale du disque des soies plus ou moins longues et nombreuses, apex portant des soies marginales courtes mêlées de plus longues. Médiotergite dénudé, non anguleux, arrondi, ne dépassant pas en arrière le niveau du scutellum. Aire membraneuse sous-scutellaire très réduite. Pas de soies scabellaires. Pleures dénudées, sauf le proépisterne et l'anépisterne, ce dernier portant de longues et nombreuses soies le long du bord antérodorsal, disposées en plusieurs rangées. Une fissure anépisternale distincte. Suture médiopleurale très fortement anguleuse, fosse médiopleurale profonde. Mésépimère fortement réduit ventralement, où ne subsiste qu'une mince bandelette. Latérotergite à grand axe oblique, fortement saillant ventralement au-dessus du métépisterne, celui-ci plus long que haut.

Pattes. — Hanches I un peu plus courtes que les II-III, qui sont subégales (fig. 945). Hanches I ciliées à la face antérieure et à la face externe, II à la face antérieure sauf à la base. Hanches III avec quelques apicales externes et une rangée (*T. plokiophilus*) ou plus de soies le long du bord postérieur. Pas de soies postérieures II-III. Fémurs normaux, à pilosité courte et couchée, les soies ventrales pas plus longues, ou à peine plus longues, que les dorsales. De larges bandes

Source : MNHN, Paris

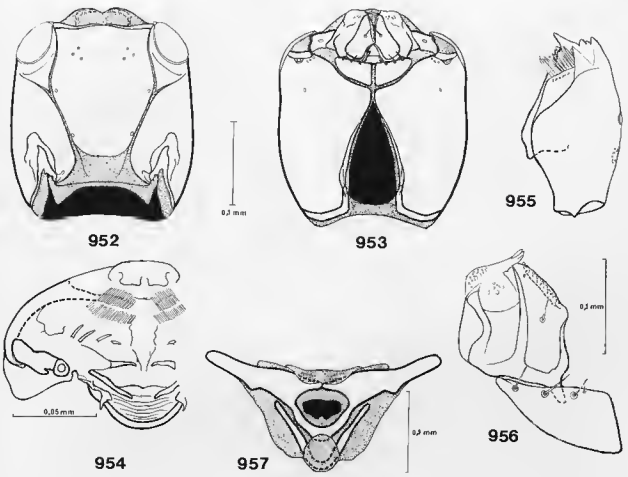


FIG. 952-957. — *Tergostylus flavifemoratus* (Tollet), larve IV, tête : 952, capsule céphalique, vue dorsale ; 953, d°, vue ventrale ; 954, labre et prémandibules, moitié droite, vue frontale ; 955, mandibule, face dorsale ; 956, maxille, face ventrale ; 957, complexe labium-hypopharynx, face ventrale.

dénudées subventrales. Tibias régulièrement et assez fortement élargis de la base vers l'apex, particulièrement les postérieurs. Microchètes disposés en rangées régulières toutes semblables. Éperons 1 : 2 : 2. Éperon antérieur double de la largeur apicale du tibia chez *T. incolumis*, entre le double et le triple chez les autres espèces (triples chez *T. flavifemoratus* et *couturieri*). Éperon interne II environ triple du tibia, dépassant le triple chez *T. incolumis*. Éperon externe II réduit, pas plus long que la largeur du tibia, sauf chez *T. incolumis* et *flavifemoratus*, où il atteint respectivement 1,3 et 1,5 fois cette largeur. Éperon interne III allant de 2,5 fois (*T. alberti, incolumis, flavifemoratus*) à trois fois la largeur apicale du tibia, externe III égal à cette largeur, un peu plus court chez *T. alberti, flavifemoratus* et *plokiophilus*. Tibia I avec un peigne antérieur serré, bien distinct. Tibia II avec un peigne postérieur bien développé et un petit peigne externe entre les éperons. Tibia III avec les trois jeux de peignes. Tibia I sans macrochètes, tibias II et III avec des antérodorsaux, des antérieurs et des antéroventraux, ainsi qu'une rangée de postérieurs. Protarse I de 1,1 fois (*T. flavifemoratus*) à 1,4 fois (*T. alberti*) la longueur du tibia. Protarses II et III plus courts que les tibias correspondants, portant deux rangées de macrochètes ventraux espacés ; microchètes disposés en rangées régulières. Griffes fortes et épaisses chez les mâles, courtes et fines chez les femelles.

Ailes (fig. 946) larges, sombres, plus ou moins enfumées à la marge antérieure, plus longues que l'abdomen. Quelques rares macrotriches dressés dans le champ anal. Costale se terminant au niveau de l'apex de l'aile, dépassant largement

Source : MNHN, Paris

l'embouchure de R5. Sc longue, se terminant au niveau de l'apex de la fusion radiomédiane ou après (*T. brevistylus*) ; sc2 absente. R1 longue, subrectiligne. R4 relativement longue, oblique, son apex proche de celui de R1. R4+5 et R5 formant ensemble une courbe continue et peu prononcée. Cellule basale avec une trace longitudinale brune. Fusion radiomédiane bien plus courte que le pétiole de la fourche médiane, n'en atteignant que le quart (*T. couturieri*), le tiers (*T. plokiophilus, flavifemoratus*), ou au moins la moitié (maximum 0,7). M2 et M4 interrompues un peu avant la marge de l'aile. Cu1b peu courbée, Cu2 courte. Anale sclérifiée seulement à la base, se poursuivant sous forme de trace, interrompue bien avant la marge de l'aile, au niveau de la verticale de la base de la fusion radiomédiane.

Ciliation, face dorsale : C, R1, R4+5 (celle-ci largement dénudée à la base, parfois seulement un ou deux cils rélictuels apicaux), R5 ; parfois un ou deux cils sur frm. Quelques macrochètes sur An. Face ventrale : toutes les nervures nues sauf la costale.

Abdomen mâle cylindrique aplati, sept segments prégénitaux apparents plus la marge postérieure du VIII. Abdomen femelle cylindrique un peu aplati, huit segments apparents avant l'ovipositeur. Pas de segment intercalaire entre les sternites I et II.

Genitalia mâles (fig. 947-950, 958-966). — Tergite IX très bien développé, recouvrant complètement ou presque complètement la face dorsale des gonocoxopodites et des gonostyles. Chez l'espèce-type, *T. brevistylus*, *alberti* et *incolumis*, apex du tergite IX prolongé en un processus divisé en deux par un profond sillon longitudinal, l'extrémité de chacune des digitations ainsi formées libre et plus fortement sclérifiée (fig. 949, 958-959). Chez *T. flavifemoratus*, tergite IX normal dans sa moitié basale, mais moitié apicale divisée en deux larges lobes se subdivisant à leur tour en deux processus secondaires, l'un dorsal, l'autre ventral, ce dernier plus court et plus sclérifié à l'apex (fig. 964). Chez *T. couturieri*, tergite IX échancré et fortement sclérifié à l'apex, où il forme deux processus latéraux courts et massifs (fig. 962). Sternite IX absent ou fusionné. Cerques le plus souvent grands, ciliés à la face dorsale, s'insérant sous le tergite IX et non à l'apex, la liaison entre les sclérites étant purement membraneuse. Cerques plus petits chez

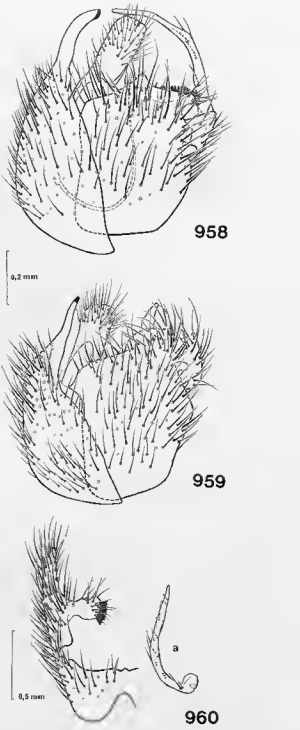


FIG. 958-960. — Genitalia mâles des *Tergostylus* : 958, *T. plokiophilus* (Mat.), hypopyge, vue latérale (holotype) ; 959, *T. brevistylus* (Mat.), ♂, vue, 960, *T. incolumis* (Mat.), synsclérite gonocoxal, vue ventrale (allotype) ; a : gonostyle.
Fig. 958-959 d'après Matile (1973c) ; fig. 960 d'après Matile (1974a).

Source : MNHN, Paris

T. flavifemoratus où ils sont reportés vers le milieu de l'hypopyge. Hypoprocte petit, membraneux, non cilié. Synsclérite gonocoxal le plus souvent profondément échancré à la base et à l'apex, mais peu échancré á la base chez *T. flavifemoratus* (fig. 965) et au contraire peu échancré á l'apex chez *T. alberti* (fig. 961). Gonocoxopodites portant latéralement une zone spinuleuse en position apicale, en forme de brosse chez *T. plokiophilus* (fig. 949) et *brevistylus* ; cette zone est réduite á quelques spinules chez *T. alberti*. Chez *T. incolumis*, cette brosse se trouve en position submédiane et est portée par un large processus cilié (fig. 960). Chez *T. flavifemoratus*, il n'y a pas de zone gonocoxale spinuleuse, mais la marge est prolongée de chaque côté en un long processus effilé formant de chaque côté une sorte de pseudostyle (fig. 964). Un tel processus, mais spinuleux, existe chez *T. couturieri*. Chez toutes les espèces, marges gonocoxales non rebordées autour des gonostyles. Gonostyles insérés ventralement dans l'échancrure des gonocoxopodites. Chez *T. plokiophilus* et *incolumis*, ils sont très fortement rétrécis á l'apex en un long processus digitiforme (fig. 958, fig. 1198-1199, p. 528). La structure est la même chez *T. brevistylus* (fig. 1199), mais le gonostyle est plus court et le processus prend naissance à sa base même. Chez *T. alberti*, les gonostyles sont petits et ovoïdes (fig. 961, 1200). Les gonostyles sont dédoublés en deux lames, dont la dorsale est plus courte, et spinuleuse, chez *T. flavifemoratus* (fig. 966) et *couturieri*.

Chez l'espéce-type, structures internes complexes : apodémes gonocoxaux en lame large, assurant dorsalement l'articulation basale du phallosome. Distalement, les apodémes émettent de chaque côté un processus qui vient se fusionner en lame avec son symétrique sur la ligne médiane. Cette lame, sans rapports autres que membraneux avec la face ventrale du phallosome, vient á son tour s'accoler à un large processus ventral médian, fortement spinuleux á l'apex, cilié á la base, articulé lui-même avec la base des gonostyles (fig. 948). Distiphallus légérement sclérifié, l'apex creusé en demi-sphère de

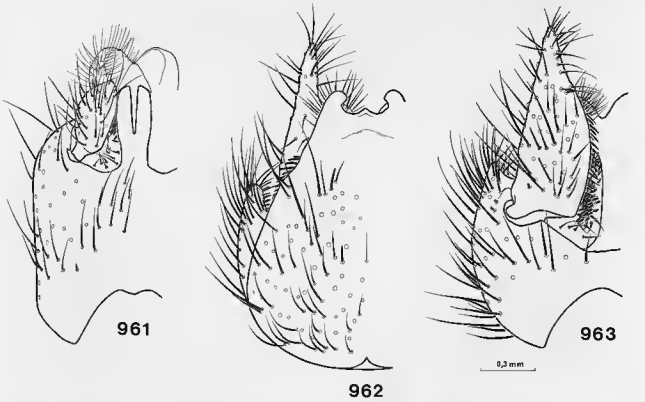


FIG. 961-963. — Hypopyge mâle des *Tergostylus* : 961, *T. alberti* (Tollet), vue ventrale ; 962, *T. couturieri* Mat., vue dorsale (holotype) ; 963, ♂, vue ventrale.
Fig. 962-963 d'après Matile (1988b).

Source : MNHN, Paris

part et d'autre de l'apodème (fig. 950). Basiphallus membraneux mais portant basalement, á l'intérieur, une très longue soie courbe, paire, dont l'extrémité est libre et dépasse parfois à l'extérieur de la cavité gonocoxale, entre les gonostyles. Ces soies, uniques chez les Keroplatidae, sont ici appelées soies endophalliques. La structure interne de *T. couturieri* est du même type, mais les soies endophalliques sont courtes et épaisses et le tubercule ventral est indépendant des apodèmes gonocoxaux. *T. alberti* montre une structure trés semblable, mais le tubercule ventral n'est pas spinuleux et il est échancré á l'apex ; les soies endophalliques sont beaucoup plus épaisses.

Il n'y a pas de soies endophalliques chez les autres espéces, et le phallosome est moins sclérifié. Le distiphallus porte des cavités largement ouvertes ventralement mais non hémisphériques chez *T. brevistylus* et *T. incolumis*. Chez ces deux espèces, le tubercule ventral est particuliérement large le long de la marge gonocoxale et spinuleux á l'apex ainsi que de part et d'autre de la ligne médiane. Chez *T. flavifemoratus*, le tubercule ventral est indépendant des apodèmes gonocoxaux, peu sclérifié, en lame mince dont la moitié basale porte de courtes soies dont certaines, plus serrées et spinuleuses, forment deux plages distinctes.

Genitalia femelles (*T. incolumis*, fig. 951 ; *T. alberti*). — Tergite X non dissimulé sous le VII, cilié sur toute sa longueur. Sternite VIII entiérement divisé en deux lobes longitudinaux invaginés dans le VII seulement á la base. Valves hypogyniales allongées et ciliées á l'apex, particuliérement chez *T. alberti* (ce sont elles qui ont trompé TOLLET sur le sexe de son *T. congoensis*), les sclérites génitaux restants membraneux et invaginés. Tergite X court et large, cerques uniarticulés, courts et pointus á l'apex, trés fortement sclérifiés chez *T. alberti*. Sternite X membraneux.

Larve IV. — La description est effectuée sur la larve de *T. flavifemoratus*, briévement décrite par MATILE (1970c). Les données alors publiées reposaient sur l'examen d'une larve unique, non disséquée et sans coloration cuticulaire préalable. Plusieurs détails m'avaient par conséquent échappé, et notamment la présence, comme chez tous les *Keroplatini* examinés, de zones cuticulaires transparentes postoccipitales, sous la membrane collaire. Les bras tentoriaux antérieurs

FIG. 964-966. — Genitalia mâles de *Tergostylus flavifemoratus* (Tollet) : 964, hypopyge, vue dorsale ; 965, d°, vue ventrale ; 966, gonostyle, vue paradorsale.

Source : MNHN, Paris

n'avaient évidemment pas pu être mis en évidence non plus. Les nouveaux dessins (fig. 952-954) ont été exécutés après dissection et coloration au noir chlorazol.

Larve de taille moyenne : environ 15 mm de long. Segments thoraciques lisses, neuf segments abdominaux annelés. Propneustique, les stigmates prothoraciques minuscules et non fonctionnels.

Tête (fig. 952-953). — De forme quadrangulaire à angles arrondis, en grande partie rétractile dans le premier segment thoracique. Couleur jaune-brunâtre, le clypéofrons et la face ventrale des gènes jaunes. Incisions épicraniales, marges postérieures et ventrales des gènes brun-noir. Incisions épicraniales peu profondes. Ventralement, gènes ne se rapprochant que sur un court espace au-dessous des cardo maxillaires. Pont tentorial postérieur complet, mince, non sclérifié.

Clypéofrons faiblement séparé de la région labrale en avant, n'atteignant pas en arrière le niveau de la marge postérieure des gènes. Pas de suture coronale distincte. Un groupe de trois sensilles antérieures de part et d'autre de la ligne médiane, et deux paires de sensilles latérales, l'une submédiane, l'autre sublatérale. Clypéofrons suivi en arrière d'une zone cuticulaire transparente formant un large pont dorsal. De même, gènes prolongées en arrière, le pont cuticulaire dorsal étroit, la zone ventrale très étroite. Antennes grandes, en verre de montre très aplati. Stemmates réduits, peu distincts, situés dans l'angle formé en avant par le socle antennaire et le renforcement du cadre oral. Labre (fig. 954) bien développé dorsalement, membraneux, soutenu par deux sclérites en arceau mince mais fortement sclérifié. Apparemment pas de sensilles, ni ventrales, ni dorsales. Pas de filaments hyalins apicaux. Un lobe médian peu distinct, à peine incisé ventralement, limites latérales partiellement effacées. Ventralement, une zone antérieure striée, de chaque côté d'un sillon médian peu prononcé. Épipharynx membraneux, portant de courtes rangées de spinules et soutenu par un sclérite postérieur en U. Prémandibules peu développées, réduites de chaque côté à deux dents sclérifiées et à quatre dents plus antérieures quasi transparentes.

Maxille (fig. 956) : stipes à apophyse très courte, représentant un peu plus du dixième de la longueur du reste de l'article. Suture maxillaire distincte. Lobe maxillaire bordé de dents fines. Une sensille circulaire apicale et une trichoïde médiane. Palpe maxillaire en grande partie membraneux, portant des sensilles circulaires et une en bâtonnet. Cardo triangulaire, avec trois soies fines et claires le long du bord antérieur. Mandibule (fig. 955) subrectangulaire. Trois ou quatre dents apicales dont la première et la dernière sont plus fortes que les médianes, toutes les dents inclinées dans la même direction. Bord interne avec quatre ou cinq petites dents horizontales faisant suite aux grosses dents apicales. Face ventrale avec une petite sensille circulaire basale et une large zone transversale striée vers le tiers antérieur. Face externe portant deux grandes sensilles circulaires. Face dorsale avec une forte dent triangulaire subapicale ; prostheca bien développée. Ensemble labium + hypopharynx bien développé mais peu sclérifié. Cadre hypopharyngien mince, en arceau. Sclérite hypopharyngien prolongé latéralement en deux longs processus dorsaux ; ventralement divisé en deux branches délimitant un espace membraneux dans lequel s'ouvre le canal salivaire. Sclérite labial en U largement ouvert (fig. 957).

Thorax. — Segments cylindriques allongés, lisses, subégaux, le premier d'un blanc translucide, les II et III entièrement violet foncé (sur le vivant). Stigmates prothoraciques très petits, fermés par la cuticule et donc non fonctionnels.

Abdomen. — Régulièrement annelé, les neuf segments jaunes à brun clair sur le vivant. Dernier segment avec deux petits lobes apicaux et deux lobes latéraux triangulaires plus grands.

La larve de *T. incolumis* diffère peu de celle de *T. flavifemoratus*. Sur le vivant, elle s'en distingue par les deux premiers segments thoraciques blanc translucide à taches longitudinales irrégulières violacées.

Biologie. — Quelques *Tergostylus* ont été élevés du Cameroun et de République Centrafricaine par Ph. BRUNEAU DE MIRÉ et moi-même (MATILE, 1970c, 1974a). Leur biologie demeure cependant largement inconnue. La larve de *T. flavifemoratus* vit sur les Polypores poussant sur le bois mort, occupant principalement l'angle formé par la face supérieure du champignon et le bois. La toile est formée d'une piste centrale plane amarrée par des fils rares et tous situés grossièrement dans le même plan. Le cocon, bien individualisé, est dissimulé dans une anfractuosité. On notera une durée de nymphose très brève : à la Station de La Maboké (République

Source : MNHN, Paris

Centrafricaine), une larve ayant terminé son cocon le 2 septembre a donné un mâle dès le lendemain. La larve de *T. incolumis* tisse une toile plus étendue, de type *Cerotelion*, mais la piste centrale forme un large film. La forme des toiles de ces deux espèces est en faveur d'un régime exclusivement sporophage.

Répartition. — Région afrotropicale : dans l'état actuel des connaissances, bloc forestier congolais, Fernando Poo et Côte d'Ivoire.

Matériel examiné. — Toutes les espèces connues.

Clé des espèces

1. — Fémur III bruni au moins sur la moitié basale **2**
   — Fémur III bruni seulement à la base, ou entièrement jaune **3**
2. — Tibia III brun, sauf à l'apex ; clypéus avec une bande médiane dénudée étroite ; Sc ne dépassant pas le niveau de l'apex de la fusion radiomédiane. Hypopyge mâle : fig. 961. Sous-région congolaise ..... ***alberti*** (Toll.)
   — Tibia III jaune sombre ; clypéus à bande médiane large ; Sc se terminant après l'apex de la fusion radiomédiane. Hypopyge mâle : fig. 959. Fernando Poo..... ***brevistylus*** (Mat.)
3. — Hanches en grande partie jaunes, la III faiblement brunie à l'apex. Hypopyge mâle : fig. 964-966. Sous-région congolaise..... ..... ***flavifemoratus*** (Toll.)
   — Hanches II-III largement brunies sur la moitié basale..... **4**
4. — Les deux derniers flagellomères antennaires jaunes ; bande médiane clypéale très étroite ; fémur III entièrement jaune. Hypopyge mâle : fig. 947-950, 958. Fernando Poo ..... ***plokiophilus*** (Mat.)
   — Flagelle entièrement brun-noir ; bande médiane clypéale large ; fémur III bruni à la base **5**
5. — Macrochètes antennaires ventraux presque aussi longs que les dorsaux ; fusion radiomédiane atteignant la moitié du pétiole de la fourche médiane ; tergites abdominaux bruns, sauf le 1, jaune à bande apicale brune. Hypopyge mâle : fig. 960. République Centrafricaine ..... ***incolumis*** (Mat.)
   — Macrochètes antennaires ventraux très courts ; fusion radiomédiane ne dépassant pas le quart du pétiole de la fourche ; tergites abdominaux jaunâtres, les V-VII assombris. Hypopyge mâle : fig. 962. Côte d'Ivoire..... ***couturieri*** Mat.

Genre Tolletia Matile

Tolletia Matile, 1973c : 193. Espèce-type : *Platyroptilon vrydaghi* Tollet, 1955, par désignation originale.
Platyroptilon : Tollet, 1955 : 11, *non* Westwood, 1849.

En décrivant son espèce zaïroise, *Platyroptilon vrydaghi*, Tollet (1955) a noté les différences entre les caractères de cette espèce et la diagnose des *Platyroptilon* néotropicaux d'Edwards (1934a), telle qu'elle ressort de sa discussion de *P. zernyi*. Tollet retient pour les *Platyroptilon* ainsi émendés les caractères suivants : pièces buccales pratiquement absentes, palpes à peine

Source : MNHN, Paris

visibles, latérotergite et médiotergite dénudés, microchétes tibiaux disposés en rangées régulières, nervures médianes et cubitale sans macrochètes. J'ai proposé le nouveau genre *Tolletia* pour *P. vrydaghi* en me basant sur la structure des antennes, l'émargination des yeux, la ciliation de l'anépisterne, l'interruption basale de M4, la réduction des éperons externes III et la petitesse de la cellule basale.

♂♀. — *Tête* (fig. 967-968) large, aplatie, un peu plus haute que longue et bien moins haute que large. Occiput couvert de courtes soies couchées, un peu plus longues derrière le calus ocellaire, les postoculaires nettement plus longues. Trois ocelles, le médian punctiforme, les latéraux grands, chacun sur un calus, l'ocelle médian situé peu en avant des latéraux, ces derniers séparés de la marge oculaire par environ le double de leur propre diamétre. Un sillon sagittal court, partant du calus ocellaire médian et se terminant vers le sommet de la tête. Yeux grands, occupant les deux tiers de la face latérale de la tête, largement et régulièrement échancrés au-dessus de l'insertion des antennes ; pilosité longue, égale au diamétre d'une ommatidie. Front large, peu élevé ; un sillon frontal net, profond, mousse, prolongé par un long tubercule frontal. Calus frontaux non distinctement soulevés, portant des soies dressées, dispersées. Antennes (fig. 969-970) pectinées, de 2+14 articles. Scape et pédicelle prolongés ventralement par un bec peu prononcé. Mâle : flagellomères 1 á 8 á prolongations ventrales prononcées, les médianes les plus longues. Flagellomères 9 á 12 aplatis et légérement prolongés ventralement, ces prolongations décroissant progressivement vers l'apex ; flagellomère 13 normal. Femelle : pectination bien moins longue, les prolongements des flagellomères 1 á 7 proportionnellement pas plus longs que celui du 8, mais plus larges. Articles suivants aplatis et plus longs ventralement, flagellomère 13 normal. Chez les deux sexes, flagellomère 14 non apiculé. De forts macrochétes dorsaux et quelques latéraux. Chez le mâle, des macrochétes courts et épais á l'apex des prolongements 1 à 7. Tous les articles du flagelle femelle avec des macrochétes ventraux normaux mais par contre, chez le mâle, plus de macrochétes ventraux á partir du huitiéme flagellomére. Face large et bien sclérifiée, dénudée. Clypéus petit, mais saillant, ne dépassant toutefois pas le bord antérieur des yeux. Piéces buccales extrêmement réduites, la trompe dépassant à peine le niveau du bord ventral des yeux. Labre et hypopharynx bien sclérifiés. Labelles petites, membraneuses à la face interne. Palpes formés de 1+1 articles. Palpifére très petit, en grande partie membraneux, seul sclérifié un demi-anneau ventral portant quelques cils. Palpomére unique à peine plus gros que les labelles, membraneux á la face interne.

Thorax (fig. 972) peu arqué. Prothorax réduit à une mince bandelette dorsale au milieu. Prosternum saillant, portant de longs cils latéraux mais pas de soies discales. Angle postéroventral du proépimére situé bien au-dessous de la suture anapleurale. Scutum uniformément couvert de microchétes, plus longs sur le côté et en arriére. Scutellum petit, semi-circulaire, bordé de longues soies apicales serrées, et portant sur le disque des soies dressées plus courtes. Médiotergite nu, modérément anguleux, peu saillant en arriére, ne dépassant pas le niveau de l'apex du scutellum. Zone membraneuse sous-scutellaire très mince. Pas de soies scabellaires. Pleures dénudées, sauf le proépisterne et l'anépisterne, ce dernier cilié en haut ; pas de fissure anépisternale. Suture médiopleurale trés fortement sinueuse, fosse médiopleurale peu profonde. Mésépimère fortement rétréci ventralement, latérotergite á grand axe trés oblique. Métépisterne plus long que haut.

Pattes. — Hanches de longueur moyenne, subégales (fig. 972). Hanches I ciliées à la face antérieure et á la face externe, quelques postérieures apicales. Hanches II ciliées à la face antérieure et sur la moitié apicale de la face externe, sauf en arriére. Hanches III avec une rangée de longues soies le long de la marge postérieure de la face externe. Pas de soies postérieures II-III. Fémurs normaux, á soies couchées, les ventrales nettement plus longues que les dorsales. Une large bande dénudée ventrale. Tibias réguliérement élargis de la base vers l'apex, les microchètes disposés en rangées réguliéres toutes semblables. Un peigne I hyalin, visible seulement en préparation microscopique. Tibia II avec un peigne postérieur et quelques chétules entre les éperons, III avec un peigne postérieur, quelques chétules entre les éperons et un peigne antérieur distinct mais bien plus petit que le postérieur. Éperons 1 : 2 : 2. Éperon I dépassant le double de la largeur apicale du tibia. Éperons internes II-III doubles de cette largeur, les externes bien plus courts que les internes,

Source : MNHN, Paris

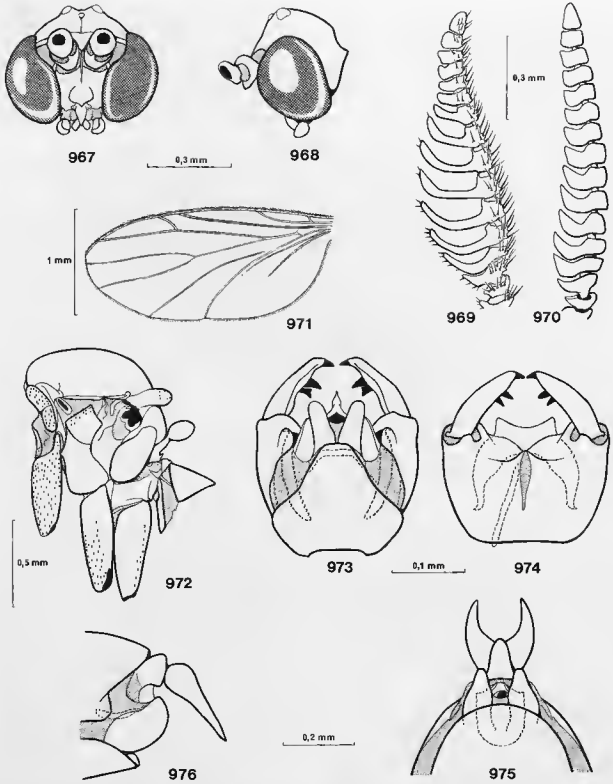


FIG. 967-976. — *Tolletia vrydaghi* (Tollet) : 967, tête, vue frontale ; 968 : ♂, vue latérale ; 969, antenne mâle, vue latérale ; 970, antenne femelle, ♂ (ciliation non représentée) ; 971, aile, face dorsale ; 972, thorax, hanches et premier segment abdominal, vue latérale ; 973, hypopygc mâle, vue dorsale ; 974, ♂, vue ventrale ; 975, terminalia femelles, vue ventrale ; 976, ♂, vue latérale.

Source : MNHN, Paris

n'atteignant pas la largeur apicale des tibias. Tibia I sans macrochètes. Tibia II avec quelques ventraux et quelques postérieurs, tibia III avec quelques antérieurs, dorsaux et postérieurs apicaux. Protarse I un peu plus court que son tibia, protarses II-III bien plus courts que les tibias correspondants, mais élargis, portant des microchètes disposés en rangées régulières et des rangées de macrochètes ventraux spiniformes. Griffes courtes et fortes, portant de longues épines basales et des denticules apicaux chez le mâle, plus fines et non denticulées chez la femelle.

Ailes (fig. 971) larges et courtes, de même longueur que l'abdomen. Membrane dépourvue de macrotriches, sauf quelques-uns, dressés, dans le champ anal. Costale dépassant largement l'apex de R5 et atteignant l'extrémité de l'aile. Sc courte, se terminant un peu après l'apex de la fusion radiomédiane. Sc2 absente. R4 présente, longue, oblique, son apex proche de celui de R1, cette dernière courte et subrectiligne. R4+5 et R5 subrectilignes, formant ensemble une courbe presque continue, R5 un peu plus courte que R4+5. Cellule basale minuscule, son apex rapproché du niveau de la transverse humérale ; base de la radiale et transverse basale effacées, à peine visibles. Fusion radiomédiane longue, mais plus courte que le pétiole de la fourche médiane, celle-ci ne débutant que vers le niveau de l'apex de R1. M4 interrompue à la base, et à ce niveau orientée vers Cu1b. Cu1b régulièrement courbée, Cu2 longue et fine, anale interrompue dès le milieu du champ anal, A2 très faible. Angle anal arrondi.

Ciliation, face dorsale : C, R1, R4+5, R5, quelques macrochètes, surtout basaux, largement dispersés, sur l'anale. Face ventrale : toutes les nervures nues sauf la costale. Pédicelle des balanciers très court.

Abdomen subcylindrique, les segments médians plus développés en hauteur. Un sclérite intermédiaire entre les sternites I et II. Sept segments prégénitaux apparents. Chez le mâle, le tergite VIII, dissimulé sous le VII, est en bandelette étroite ; le sternite VIII est deux fois plus long, également dissimulé sous le VII, mais son apex couvrant l'extrême base du synsclérite gonocoxal.

Genitalia mâles (fig. 973-974). — Tergite IX bien développé à la base, fortement rétréci à l'apex et laissant donc à découvert à ce niveau toute la face dorsale des gonocoxopodites. Sternite IX absent ou fusionné. Cerques bien développés, de même que l'hypoprocte, qui se prolonge en pointe après l'apex des cerques. Apodème thécal particulièrement bien développé. Gonocoxopodites presque entièrement fusionnés ventralement mais séparés par une étroite zone membraneuse sagittale sur plus de la moitié du synsclérite. Moitié apicale entièrement rebordée dorsalement, la base des gonostyles entourée par un large anneau sclérifié complet. Gonostyles à insertion latéroventrale, relativement grands et simples, la face dorsale séparée de la face ventrale par une mince arête. Une épine apicale et deux épines médianes sur la face ventrale. Phallosome grand, apodèmes dorsaux et ventraux particulièrement bien sclérifiés, l'apodème éjaculateur aussi long que les gonocoxopodites, le reste de l'édéage membraneux.

Genitalia femelles (fig. 975-976) étudiés sur le **néallotype** de *T. vrydaghi* [Nigeria, Western State, Ile-Ife, may 1973 (*J. T. Medler*)], au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. — Tergites VIII et IX entièrement membraneux, ainsi que le sternite IX. Tergite X bien sclérifié, sauf ventralement, à la base. Cerques grands, uniarticulés, allongés et pointus à l'apex, sternite X proportionnellement peu développé. Sternite VIII entièrement divisé en deux lobes, chacun d'eux fortement rebordé aux marges interne et apicale.

Larve et biologie inconnues. Il est à noter que tous les exemplaires non récoltés par piégeage ont été pris dans des toiles d'Araignées grégaires de la famille des Pholcidae (MATILE, 1973b). Les insectes s'y tiennent suspendus par les pattes antérieures et, lorsqu'ils sont dérangés, s'envolent vers l'*intérieur* de la toile, qui semble ainsi avoir un rôle protecteur.

Répartition. — Région afrotropicale. L'espèce-type, seule connue pour le moment, semble restreinte à l'Afrique occidentale et équatoriale.

Matériel examiné. — L'espèce-type.

Source : MNHN, Paris

Genre Xenokeroplatus n. gen.

Espèce-type : *Xenokeroplatus filitarsis* n. sp.

Ce genre est édifié pour trois espèces inédites de Papouasie-Nouvelle-Guinée et des Iles Salomon, remarquables par toute une série de caractères, notamment par l'absence de la nervure anale, unique chez les *Keroplatini*, et les tarses antérieurs démesurément allongés, à eux seuls plus longs que le corps de l'insecte. Antennes élargies et peu aplaties, tibias à microchètes disposés en rangées régulières, dépourvus de macrochètes en dehors de quelques postérieurs, latérotergite dénudé. Ce genre présente une remarquable convergence avec le genre chilien *Dolichodactyla* Freeman (*Orfeliini*).

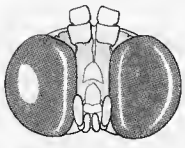
Derivatio nominis : du grec ξενος, étranger, et de *Keroplatus* ; nom choisi en raison des grandes différences présentées avec les autres *Keroplatini*. Genre : masculin.

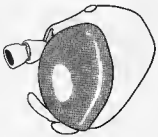
♂♀. — *Tête* (fig. 977-978) ovoïde aplatie, plus large que haute. Occiput couvert de courtes soies serrées et couchées, la rangée préoculaire formée de chètes plus longs et dressés. Deux ocelles sur un calus distinct, séparé en deux par un profond sillon sagittal largement prolongé en arrière. Ocelles éloignés de la marge oculaire par environ le double de leur propre diamètre. Calus ocellaire avec quelques soies postérieures courtes. Yeux grands, occupant plus de la moitié de la face latérale de la tête, à peine encochés au-dessus de la fosse antennaire. Front non distinctement séparé de l'occiput par un sillon, la ciliation occipitale se continuant latéralement sur le front : quelques soies dorsales chez l'espèce-type, des soies sur près de la moitié de la hauteur du front chez *X. steffani* et *riparius*. Front large, dépourvu de calus nets, déprimé sagittalement mais sans sillon médian distinct ; tubercule frontal très petit. Antennes de 2+14 articles. Scape et pédicelle petits, cylindriques, sans bec ventral. Flagellomères élargis ventralement, mais relativement peu comprimés ; pédoncules très courts, distinctement subdorsaux. Premier flagellomère triangulaire allongé, les suivants quadrangulaires, le dernier non élargi, plus long que large (fig. 979). Des macrochètes dorsaux longs et nombreux, macrochètes ventraux plus courts et plus rares, également quelques externes dispersés. Face moyennement large, dénudée. Clypéus peu saillant, ne dépassant pas le bord antérieur des yeux, également dépourvu de cils ou de soies. Pièces buccales réduites, seuls les labelles dépassant légèrement le bord ventral des yeux. Hypopharynx et labre peu sclérifiés. Labelles courts, sclérifiées et ciliées à la face externe, membraneuses à la face interne. Palpes réduits à deux articles, le palpifère très petit, sclérifié ventralement seulement, portant un cil à ce niveau. Le palpomère unique allongé, dressé vers le haut, bien sclérifié dorsalement et latéralement, où il porte des cils, membraneux dorsalement ; apex avec des cryptes sensorielles circulaires.

Thorax (fig. 980). — Prothorax entièrement dissimulé sous la marge antérieure du scutum, très fortement rétréci, sauf latéralement ; prosternum dénudé, non saillant, Angle postéroventral du proépimère situé un peu au-dessous de la suture anaplerurale. Scutum peu bombé, uniformément recouvert de courtes soies serrées et couchées, les marginales latérales et préscutellaires plus longues. Scutellum très grand, triangulaire à angles arrondis, uniformément recouvert de soies dispersées, couchées, les marginales pas plus longues que les discales. Médiotergite anguleux, comprimé dorsoventralement, dépassant fortement en arrière l'apex du scutellum, dépourvu de soies. Zone membraneuse sous-scutellaire mince, en croissant. Pas de soies scabellaires. Pleures entièrement dénudées, sauf le proépisterne. Pas de macrochètes prostigmatiques. Une fissure anépisternale étroite. Suture médiopleurale modérément sinueuse, fosse médiopleurale profonde. Mésépimère relativement peu rétréci ventralement. Grand axe du latérotergite fortement oblique. Métépisterne plus long que haut.

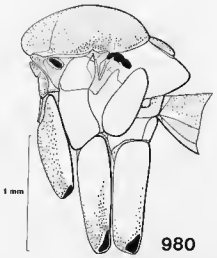
Pattes. — Hanches longues, les antérieures un peu moins que les II-III (fig. 980). Hanches I ciliées à la face antérieure et à la face externe, quelques soies postérieures apicales. Hanches II ciliées à l'apex de la face antérieure et sur la partie antérieure de la face externe ; hanches III dénudées sauf une rangée de soies sur la moitié apicale de la marge postéro-externe. Pas de soies postérieures II-III. Fémurs normaux, à pilosité

Source : MNHN, Paris

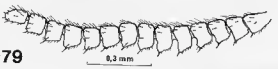

977


978

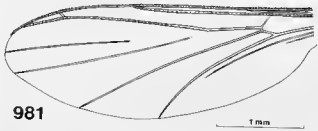
0,3 mm


980

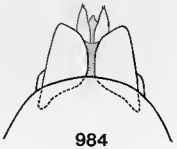
1 mm


979

0,3 mm


981

1 mm


984

0,2 mm

982

0,5 mm

983

985

FIG. 977-985. — *Xenokeroplatus* : 977, *X. filitarsis* n. sp., tête, vue frontale ; 978, d°, vue latérale ; 979, d°, flagelle antennaire, vue latérale ; 980, d°, thorax, hanches et premier segment abdominal, vue latérale ; 981, d°, aile, face dorsale ; 982, d°, hypopyge mâle, vue dorsale ; 983, d°, vue ventrale ; 984, *X. steffani* n. sp., terminalia femelles, vue dorsale ; 985, d°, vue latérale.

Source : MNHN, Paris

couchée, les soies ventrales pas plus longues que les dorsales. Fémurs I presque entièrement dénudés à la face postérieure ; fémurs II-III pratiquement dénudés sur toute leur moitié ventrale, cette très large zone nue séparée en deux par une ou deux rangées de soies ventrales. Tibias régulièrement élargis de la base vers l'apex. Microchétes tibiaux disposés en rangées régulières dont certaines, formées de soies plus serrées, paraissent à faible grossissement former une ligne noire continue. Tibia I sans zone sensorielle ni peigne visible. Tibia II avec un peigne postérieur, III avec un peigne postérieur et un antérieur. Éperons I : I : I. Éperon I plus court que la largeur apicale du tibia (espèce-type, *X. steffani*) ou environ aussi long que cette largeur (*X. riparius*). Tibias II et III sans éperons externes, les internes fortement réduits, plus courts que la largeur apicale des tibias correspondants. Tibias sans macrochétes sauf quelques postérieurs aux II-III. Tarses très allongés, quasiment filiformes, le protarse antérieur à lui seul de 3,6 (*X. filitarsis, riparius*) à 4 fois la longueur du tibia (*steffani* mâle ; chez la femelle de cette espéce : 3,5). Ensemble du tarse antérieur dépassant la longueur totale de l'insecte. Chez les deux espéces de Papouasie — Nouvelle-Guinée, le protarse II dépasse légérement le double de la longueur du tibia, et le III est un peu plus court que le double. Chez *X. riparius*, les protarses II et III ont environ 1,5 fois la longueur du tibia. Tarses à microchétes disposés en rangées régulières, pas de macrochétes. Griffes longues, épaisses, spinuleuses à la base, dans les deux sexes.

Ailes (fig. 981) aussi longues que l'abdomen, étroites, le lobe anal fortement réduit. Pas de macrochétes sur la membrane, même dans le champ anal. Costale longue, prolongée jusqu'à l'apex de l'aile, dépassant largement l'extrémité de R5. Sous-costale courte, se terminant peu aprés le niveau de l'apex de la cellule basale, celle-ci petite, non divisée en deux par une trace longitudinale. Sc2 absente. R1 longue, rectiligne, serrée contre la costale. R4+5 longue et subrectiligne, alignée avec la fusion radiomédiane. R4 très courte, trés fortement oblique, se terminant sur la costale aprés le niveau du milieu de l'intervalle R1-R5, ou vers le milieu (*X. riparius*). R5 trés courte, faisant avec R4+5 un angle trés peu accusé. Fusion radiomédiane très longue. M1 et M2 largement effacées à la base. Cu1b trés peu courbée, Cu2 longue et fine. Anale totalement absente, A2 très réduite.

Ciliation, face dorsale : C, R1, moitié apicale de R4+5 ; chez *X. steffani*, R4+5 entiérement dénudée. Face ventrale : toutes les nervures nues sauf la costale.

Abdomen mâle allongé, fusiforme. Sept segments et la moitié apicale du VIII visibles avant l'hypopyge (VIII parfois enfoncé plus largement dans le VII). Abdomen femelle d'abord fusiforme, puis aplati et élargi aux segments IV et V, les VI et VII plus étroits, VIII entiérement invaginé. Pas de sclérite intercelaire entre les sternites I et II.

Genitalia mâles (fig. 982-983, 986-990). — Hypopyge capable de rotation, de 90 à 180°. Tergite IX trés grand, ovale (*X. filitarsis*), rectangulaire allongé (*X. riparius*) ou encore pentagonal allongé (*X. steffani*). Ce sclérite recouvre totalement les gonocoxopodites dorsalement, ainsi que la base des cerques. Chez l'espéce-type, n'en dépasse que l'apex des gonostyles, tandis que chez les deux autres la moitié apicale en reste visible. Sternite IX fusionné ou absent. Cerques petits, en partie dissimulés sous le tergite IX, ciliés à l'apex. Hypoprocte membraneux sauf à la marge apicale et latéralement, formant à ce niveau un arceau sclérifié dont l'apex ne dépasse pas celui du tergite IX. Par contre, chez *X. riparius*, hypoprocte très petit mais bien sclérifié et cilié. Gonocoxopodites presque entiérement séparés ventralement par un profond sillon chez l'espéce-type, ou au contraire entiérement fusionnés, chez *X. steffani* et *riparius*. Face ventrale du synsclérite trés largement encochée pour l'insertion des gonostyles. Gonostyles grands, en lamelle allongée à insertion ventrale. Chez l'espèce-type, marge apicale avec une rangée de petites épines ; face dorsale et bord interne avec trois zones spinuleuses : apicale, médiane et basale. Phallosome petit, mais bien sclérifié, sans structures sensorielles spéciales. Chez *X. steffani* et *riparius*, face dorsale des gonostyles entiérement ou en grande partie couverte de courtes épines noires, serrées, obtuses à l'apex. Entre les gonostyles, un tubercule ventral portant un lobe sclérifié muni d'un fort peigne d'épines (*X. riparius*), ou de deux peignes séparés (*X. steffani*), visibles entre les bases des gonostyles. Phallosome plus petit chez *X. riparius* et *steffani* que chez l'espéce-type.

Genitalia femelles (fig. 984-985) étudiés chez

Source : MNHN, Paris

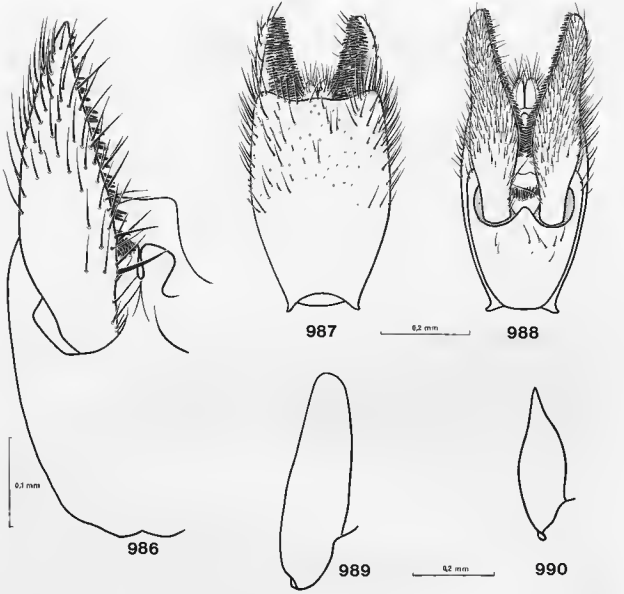


FIG. 986-990. — Genitalia mâles des *Xenokeroplatus* (holotypes) : 986, *X. steffani* n. sp., hypopyge, vue ventrale ; 987, *X. riparius* n. sp., hypopyge, vue dorsale ; 988, d°, vue ventrale ; 989, d°, gonostyle, vue latérale (ciliation non représentée) ; 990, *X. steffani*, d°.

X. steffani[41]. Tergite VIII entièrement membraneux. Sternite VIII divisé en deux lobes largement séparés sur toute leur longueur, fortement rebordés à leur marge interne ; ciliés à la face externe et sur la marge rebordée, ainsi qu'à l'apex, où se trouve une soie nettement plus longue que la ciliation du reste du sclérite. Tergite et sternite IX membraneux, seul l'apodème vaginal distinct. Tergite X grand, divisé en deux le long de la ligne médiane, en grande partie cilié. Sternite X bien développé et sclérifié, portant des soies ventrales. Cerques petits, uniarticulés, pointus à l'apex, où ils portent une paire de soies spiniformes.

41. Lors de la rédaction de ma thèse, je ne disposais pas de femelle de l'espèce-type. Le Bishop Museum m'en a fait parvenir une depuis, mais l'extrémité de l'abdomen est malheureusement endommagée ; les structures visibles ne diffèrent en rien de *X. steffani*.

Source : MNHN, Paris

Larve et biologie inconnues.

Répartition. — Région australasienne (Papouasie-Nouvelle-Guinée, Iles Salomon).

Matériel examiné. — Tous les exemplaires connus du genre, appartenant aux trois espèces décrites ci-dessous.

Clé des espèces

1. — Scutum brun-noir ; tergites abdominaux bruns. Hypopyge mâle : fig. 987-989. Iles Salomon ..... ***riparius*** n. sp.
   — Scutum et tergites abdominaux roux 2
2. — Scutellum, mèdiotergite, pleures et latérotergite blanc-jaunâtre à pruinosité argentée ; R4+5 nue. Hypopyge mâle : fig. 986, 990. Nouvelle-Guinée ..... ***steffani*** n. sp.
   — Scutellum et mèdiotergite jaune sombre, pleures jaune clair, latérotergite roux ; R4+5 ciliée dans sa moitié apicale. Hypopyge mâle : fig. 982-983. Nouvelle-Guinée ..... ***filitarsis*** n. sp.

Xenokeroplatus filitarsis n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 4,4 mm. Tête brune, calus ocellaire noir, flagelle antennaire brun-noir, trompe jaune.

Thorax : scutum roux, luisant. Scutellum et mèdiotergite jaune sombre, latérotergite roux, le reste des pleures jaune clair. Pattes jaunes, tarses assombris par la ciliation. Protarse 1 3,6 fois plus long que le tibia correspondant ; éperon 1 plus court que la largeur apicale du tibia. Ailes claires, légèrement enfumées à l'apex et le long de la marge antérieure. R4+5 ciliée sur la moitié apicale. Balanciers brisés sur tous les exemplaires disponibles ; allotype : le pédicelle, long et mince, demeure ; il est jaune, puis progressivement bruni.

Abdomen à tergites roux et sternites jaunes. Segment VIII court, jaune pâle. Hypopyge (fig. 982-983) bruni, surtout dorsalement. Gonostyles à marges externe et interne parallèles, sauf à la base. Une rangée d'épines apicales et trois zones spinuleuses.

Allotype femelle (apex de l'abdomen endommagé) et paratypes mâles semblables à l'holotype.

Holotype et un paratype mâle : Papouasie-Nouvelle-Guinée, NE Wau, Hospital Ck., 1 250 m, piège de Malaise, 10.05.1965 (*J. Sedlacek*) ; allotype : d°, le 14.05.1965 ; un paratype mâle : d°, le 7.05.1965 ; un paratype mâle : NE, May River, 6.06. 1963 (*R. Straatman*). Holotype, allotype et paratypes au Bishop Museum, Honolulu, sauf un paratype mâle au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Xenokeroplatus steffani n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3,5 mm. Même coloration que *X. filitarsis*, mais scutellum, mèdiotergite et pleures (y compris les latérotergites) blanc-jaunâtre à pruinosité argentée apparaissant sous certains éclairages. Protarse 1 atteignant quatre fois la longueur du tibia correspondant. R4+5 entièrement dénudée dorsalement. Segment abdominal VIII aussi long que les gonocoxopodites et bruni dans le tiers basal. Gonostyles fortement rétrécis et pointus à l'apex, la face dorsale couverte d'épines, sauf à la base (fig. 986, 990).

Allotype femelle semblable au mâle, protarse 1 égal à 3,5 fois la longueur du tibia. Ovipositeur : figures 984-985.

Holotype mâle et allotype femelle : Nouvelle-Guinée, NE, Wau, Hospital ck., 1 250 m ; piège de Malaise, 7.05.1965 (mâle) et 114.05.1965 (femelle). Bishop Museum, Honolulu.

Xenokeroplatus riparius n. sp.

Holotype mâle. — Longueur de l'aile : 3,5 mm. Tête brune, calus ocellaire noir, trompe jaune.

Source : MNHN, Paris

Thorax : scutum brun-noir, le reste du thorax jaune-orangé. Pattes : hanches et fémurs jaune-orangé, assombris par la ciliation. Protarse I 3,6 fois la longueur du tibia correspondant ; éperon 1 subégal à la largeur apicale du tibia. Ailes jaunâtres, indistinctement enfumées à l'apex et à la marge antérieure. R4 + 5 ciliée dans sa moitié apicale. Balanciers brun-noir, pédicelle jauni à la base.

Abdomen à tergites bruns et sternites jaunes. Segment VIII de taille moyenne, non bruni à la base. Hypopyge de même type que celui de *X. steffani*, mais gonostyles plus longs, moins pointus, la zone spinuleuse plus étendue (fig. 987-989).

Holotype mâle : Iles Salomon, Kolombangara, I ml inland from Kusi, camp. 1, 5.09.1965 (*Roy. Soc. Exped.*, Brit. Mus.). Cet exemplaire a été récolté au piège à aspiration dans une laisse d'inondation au bord de la rivière Kolombana. British Museum (Nat. Hist.), Londres.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PHYLOGÉNIE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Cette Troisième Partie comprend un bref historique, suivi d'un chapitre consacré au problème de la monophylie des Keroplatidae et à la recherche de leur groupe-frère, puis d'une analyse des caractères et des tendances évolutives de la famille, enfin de l'élaboration des hypothèses de parenté relatives à tous les niveaux hiérarchiques des Arachnocampinae, Macrocerinae et Keroplatinae *Keroplatini*. Elle a été entreprise selon les principes et les méthodes phylogénétiques préconisés par le diptériste Willi HENNIG de 1936 à 1969 (notamment 1936, 1948, 1950, 1954, 1966a, 1969, 1981), et maintenant largement acceptés par les systématiciens.

Les auteurs que j'ai consultés, les principes et les concepts qui m'ont guidés, enfin les méthodes suivies, sont cités ailleurs, dans un ouvrage rédigé en collaboration avec deux collègues paléontologistes (MATILE, TASSY & GOUJET, 1987) ; il n'y a donc pas lieu d'y revenir ici. Quelques points méritent cependant d'être abordés dans le cadre, plus défini que le manuel cité plus haut, de cette révision des Keroplatidae. Ils concernent les critères adoptés, le problème des groupes polythétiques et celui des homoplasies de développement. Un bref paragraphe sur la convention de mise en séquence adoptée ici termine cette introduction.

CRITÈRES D'APOMORPHIE ET DE PLÉSIOMORPHIE

On distingue généralement dans l'analyse phylogénétique quatre types de critères : paléontologiques, embryologiques, hors-groupe (« *outgroup* ») et intra-groupe (« *in-group* »).

J'ai eu assez peu recours dans ce travail aux critères paléontologiques, et ceci parce que les assez nombreux fossiles du Tertiaire dont nous disposons sont très peu différents des espèces actuelles, tandis que le seul fossile crétacé connu, *Schlueterimyia cenomanica*, est incomplet (*cf.* p. 187). Cependant, les fossiles jurassiques fournissent de nombreux caractères de nervation alaire, et donneront donc des éléments précieux dans la détermination des grandes tendances évolutives de la nervation des Mycetophiloïdea (p. 426).

Les critères embryologiques sont de peu d'utilité chez les holométaboles, où les larves représentent des organismes autonomes, très différents des imagos, sur lesquels l'essentiel des recherches phylogénétiques est effectué. Qui plus est, il n'existe qu'un seul article sur l'embryologie des Mycetophiloidea : celui d'ABUL-NASR (1950) sur le développement des ébauches génitales (*cf.* p. 68). Je n'ai donc pu m'en servir.

Comme l'on fait remarquer NELSON & PLATNICK (1981), l'utilisation des critères paléontologiques et embryologiques peut être considérée comme une technique directe de classification, tandis que les critères de comparaison hors-groupe relèvent de techniques indirectes. En effet, ces derniers reposent non seulement sur l'observation de la répartition et des modifications des caractères, mais aussi sur des classifications déjà établies, que l'on accepte en prémisse. La règle des comparaisons hors-groupe (« *outgroups rule* ») est ainsi énoncé par WILEY (1981) : « Étant donné deux caractères homologues rencontrés dans un groupe monophylétique, le caractère qui se rencontre aussi dans son groupe-frère est le caractère plésiomorphe, tandis que le caractère qui ne se trouve que dans le groupe monophylétique est le caractère apomorphe ».

Dans le présent travail, j'ai tenu pour valide au départ l'hypothèse de phylogénie des Diptères, et plus précisément des Mycetophiliformia, telle qu'elle a été émise par HENNIG (1954). En ce qui concerne ces derniers, j'ai extrapolé les conclusions de HENNIG dans le cladogramme de la figure 992. J'ai donc pris les Bibioniformia comme groupe-frère plésiomorphe des Mycetophiliformia et, pour certains caractères communs

Source : MNHN, Paris

à ces deux taxa, j'ai recherché le groupe de comparaison chez les Nématocères plus primitifs, Culicimorpha, Psychodomorpha et Tipulomorpha, voire parfois chez les Mécoptères (par exemple pour les phragmes thoraciques, p. 379).

Les Cecidomyioidea, considérés ici provisoirement comme le groupe-frère apomorphe des Mycetophiloidea au sein des Mycetophiliformia, m'ont été de peu d'utilité en raison du manque dramatique d'informations phylogénétiques, et même purement morphologiques, dont nous disposons sur ce groupe. Par contre, j'ai trouvé beaucoup de données précieuses dans la monographie de DE SOUZA AMORIM (1982a) sur les Scatopsidae, principale famille des Scatopsoidea, groupe-frère plésiomorphe de l'ensemble Mycetophiloidea + Cecidomyioidea. En ce qui concerne les Mycetophiloidea eux-mêmes, on verra que la nature des relations phylogénétiques entre les différentes familles qui les composent est loin d'être élucidée. Il semblait toutefois se dégager jusqu'ici un consensus selon lequel Bolitophilidae et Ditomyiidae seraient plus primitifs que les Keroplatidae, tandis que les Mycetophilidae seraient plus évolués. C'est cette opinion générale que j'ai prise comme hypothèse de départ, mais on verra qu'elle a dû être réfutée par la suite pour les Bolitophilidae (p. 383).

Quant aux critères intra-groupe, ce sont ceux de complexité, de corrélation et de répartition. Le critère de complexité énonce que si des états différents d'un même caractère peuvent être disposés en une série de complexité croissante, il est vraisemblable que l'état le plus simple soit plésiomorphe, sous réserve des cas de régressions et de pertes. Comme ces cas semblent fréquents chez les Mycetophiloidea, je m'en suis peu servi. L'étude morphologique n'a pas mis en évidence de caractères nettement corrélés, sauf l'épaississement du prothorax, concomitant avec l'allongement de la trompe (p. 400), qui n'existe que chez les *Orfeliini*, et sauf également, pour des raisons fonctionnelles évidentes, dans les genitalia mâles (p. 451-470).

Enfin, j'ai dû largement faire appel au critère de répartition, où l'on pose en hypothèse que lorsqu'un état de caractère est très répandu dans le groupe étudié, et que l'autre état est plus rare, c'est l'état le plus répandu qui a le plus de chances d'avoir été hérité sans modification de l'ancêtre commun, et donc d'être plésiomorphe. WILEY (1981) a fait remarquer qu'appliqué á des groupes apparentés aux taxa étudiés, ce critère n'était qu'une autre expression du critère de comparaison hors-groupe. Par contre, ce même auteur estime qu'utilisé *á l'intérieur d'un taxon*, il s'agit d'un critère *ad hoc*, parce qu'il pose en principe que le processus évolutif tend à conserver les caractéres et les taxa plésiomorphes, principe dont nous ne pouvons prédire qu'il est valable dans tous les cas, ou même dans la majorité des cas [42].

À l'intérieur des Keroplatidae, le critère de répartition a donc été employé avec la plus grande prudence, et testé chaque fois que possible par l'étude de caractéres dont il était plus facile d'établir la polarité ; je dois dire avoir constaté que sa valeur a souvent été confirmée.

En définitive, et en dehors de la nervation alaire, pour laquelle je me suis beaucoup servi des critéres paléontologiques, c'est surtout aux critéres de comparaison hors-groupe et de répartition que j'ai fait appel dans cette Troisiéme Partie.

GROUPES MONOTHÉTIQUES ET POLYTHÉTIQUES

On sait qu'en stricte application des principes hennigiens, chaque taxon doit être caractérisé par au moins une autapomorphie, chaque couple de taxa-fréres par au moins une synapomorphie (l'autapomorphie du couple). Toutes les espéces formant un taxon doivent posséder la synapomorphie qui índique leur étroite parenté. Les groupes ainsi définis sont dits monothétiques.

Cependant, il n'est pratiquement pas de classification phylogénétique, portant sur un nombre quelque peu élevé de taxa, où le même caractère ne soit employé comme synapomorphie dans des

42. Ainsi, l'absence de mâchoire est l'état le plus rare chez les Vertébrés, mais il s'agit pourtant bien d'une plésiomorphie (MATILE, TASSY & GOUET, 1987) !

Source : MNHN, Paris

sous-ensembles distincts. De plus, un nombre non négligeable de cladistes acceptent qu'un groupe soit postulé monophylétique sur la base d'un *ensemble* de caractères dont certains éléments manquent dans l'un ou l'autre des sous-groupes. On parle alors d'un groupe polythétique.

ŠTYS (1967) affirme qu'un groupe de taxa (de niveau élevé) étroitement apparentés ne peut être défini par la présence invariable d'apomorphies uniques, mais seulement par une combinaison de tendances évolutives communes, soit que ces tendances n'existent pas ailleurs, soit que l'une ou l'autre existe à l'état isolé dans d'autres groupes, soit enfin que la *combinaison* des diverses tendances soit propre au seul groupe étudié. Dans ce cas d'évolution parallèle, ces tendances évolutives dont la somme est la caractéristique d'une lignée donnée ne se réalisent pas chez tous ses membres, mais apparaissent « en mosaïque ». Pour qu'un groupe soit considéré comme monophylétique, il n'est donc pas indispensable que tous ses membres partagent une tendance évolutive unique.

Cette entorse aux principes de HENNIG est due aux phénomènes de parallélisme et de régression qui sont si répandus, en particulier chez les Insectes, et qui ont conduit GAULD & MOUND (1982) à préconiser des classifications renfermant des groupes polythétiques, qui ne leur paraissent pas incompatibles avec la monophylie stricte (holophylie) des taxa formés.

ŠTYS considère que, dans le cas de ces groupes, le génotype de l'ancêtre a limité les possibilités futures de ses descendants. En fonction des différentes pressions de sélection correspondant aux divers milieux dans lesquels ont évolué les descendants, certaines possibilités d'évolution n'ont pu se réaliser, ou ne se sont réalisées que partiellement, ou encore certains des descendants ont acquis de nouvelles apomorphies pour lesquelles il n'y avait pas de prédispositions ancestrales. Cette explication n'est aucunement testable ; il demeure cependant que l'existence de ces évolutions parallèles en mosaïque est un fait d'observation.

Je pense toutefois que l'on devrait s'abstenir de fonder un groupe présumé monophylétique sur la base d'une seule de ces tendances évolutives. En bonne logique, la présence de plusieurs d'entre elles devrait entraîner l'émission de plusieurs hypothèses de phylogénie entre lesquelles il faudra choisir. Ces hypothèses ne peuvent être testées favorablement que par la découverte de quelque synapomorphie discrète, demeurée ignorée lors de l'analyse préliminaire. Le choix de tel ou tel groupement fondé sur des caractères soumis au parallélisme ou à la réversion, absents dans certains cas, ne me paraît donc valable qu'en tant qu'hypothèse de travail à tester par la recherche attentive de synapomorphies, et réfutée si cette recherche reste vaine. Les accepter définitivement en l'état équivaut à reconnaître des grades, et non des clades, et se prête à tous les abus méthodologiques, notamment à quantité d'explications *ad hoc*, telle celle de ŠTYS. À mon sens, l'existence de tendances évolutives communes à un groupe ne devrait être interprétée que comme l'éventuelle corroboration d'une hypothèse de parenté fondée au moins sur une synapomorphie véritable.

HOMOPLASIES DE DÉVELOPPEMENT

Je n'ai pas voulu me priver par contre, dans mon analyse, de caractères apparus parallèlement dans divers taxa, et je m'en suis notamment servi dans l'établissement des groupements génériques et infragénériques. Il ne s'agit plus ici, en effet, de fonder un groupe présumé monophylétique sur la base d'apomorphies absentes chez certains de ses membres, mais bien d'utiliser ces apomorphies *à l'intérieur* d'un groupe dont la monophylie a été établie sur d'autres caractères.

Cette démarche est largement suivie dans la pratique. C'est ainsi que BRUNDIN (1966) parle de genres « indifférents » à certains caractères qu'il utilise cependant dans l'analyse phylogénétique d'autres genres de Chironomidae Podonominae. Ainsi encore, pour CASSAGNEAU (1983), au sujet des Collemboles Neanurinae : « La plupart des caractères dérivés proposés (...) peuvent apparaître en fait dans des lignées manifestement différentes et à des niveaux divers de leur évolution. Ils semblent traduire ainsi les potentialités générales au sein de la sous-famille, potentialités émergeant à différents stades dans l'histoire de celle-ci, mais dans un contexte bien

Source : MNHN, Paris

défini par l'ensemble des autres caractères, contexte qui permet de débusquer de ce fait d'éventuels phénomènes de parallélisme ou de convergence. Plus ils apparaissent tôt dans ces lignées, plus ils seront susceptibles d'être à l'origine d'une évolution de type cladique et d'intervenir en priorité pour la caractérisation des genres. Leur apparition tardive les fera souvent reléguer au rang de critères subgénériques ou spécifiques, subordonnés qu'ils sont alors aux autres caractères stabilisés depuis plus longtemps ».

Ces caractères dérivés sont les homoplasies de développement parallèle de WILEY (1981). Comme celui-ci le fait remarquer, les homoplasies ne doivent pas être prises en compte dans l'établissement des relations de parenté, mais il prend cependant bien soin d'en distinguer trois sortes (fig. 991).

Dans le premier cas (a), celui du développement parallèle, le caractère triangle est apparu indépendamment à deux reprises, à partir du même état plésiomorphe (le carré) ; les deux triangles sont homologues avec les carrés, mais ne sont pas homologues entre eux. Le troisième cas (c) est celui de la convergence : le caractère cercle est apparu une fois à partir du triangle, une autre à partir du carré.

Dans le deuxième cas (b), qui nous intéresse ici, le cercle est apparu à deux reprises dans un ensemble monophylétique, et à partir du même état plésiomorphe, le carré (il s'agit en fait d'une variante plus complexe du premier cas de figure). Le caractère cercle est homologue pour A-B et pour F-G, mais non pour AB + FG, dont l'ancêtre commun possédait l'état plésiomorphe carré, et non cercle. Le cercle est donc bien une apomorphie que l'on peut utiliser, à l'intérieur du groupe A...G, pour mettre en évidence deux sous-groupes présumés monophylétiques, A-B et F-G.

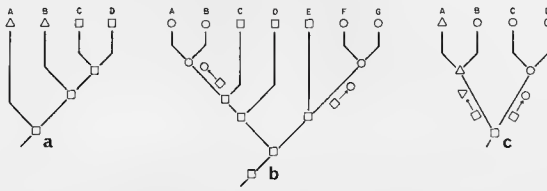


FIG. 991. — Les concepts d'homoplasie. Les symboles représentent des caractères, les lettres des taxa. L'évolution des caractères est représentée par des flèches. D'après Wiley (1981), avec l'aimable autorisation de J. Wiley & Sons.

Notons que le caractère cercle, dans l'exemple choisi, est bien une tendance évolutive du taxon A...G, mais que la monophylie de ce taxon ne peut en aucun cas être établie sur cette tendance. L'analyse cladistique, en l'absence d'autres indications, n'aurait d'ailleurs mis en évidence qu'un taxon monophylétique, ABFG, et un taxon *a priori* paraphylétique, CDE, fondé sur la plésiomorphie « carré ». Les figures de WILEY ne sont d'ailleurs pas des cladogrammes, mais des « *characters phylogenies* ».

À l'instar des plésiomorphies, qui se transforment en apomorphies lorsque l'on descend vers la racine du cladogramme, ce type d'homoplasies se transforme en apomorphies quand on va vers les rameaux terminaux. Par conséquent, ce n'est *qu'après* qu'un groupe a été reconnu comme monophylétique sur la base d'au moins une synapomorphie véritable (c'est-à-dire partagée par *tous* ses membres), qu'est légitimée, *à l'intérieur* du groupe, dans les catégories hiérarchiquement inférieures, l'utilisation d'homoplasies de développement. Ces caractères susceptibles d'être apparus à plusieurs reprises peuvent d'ailleurs être « débusqués », selon le mot de CHASSAGNEAU, par l'existence chez deux taxa subordonnés, possédant par ailleurs de fortes apomorphies, des deux états, plésiomorphe et apomorphe, du caractère en question, ou bien au contraire par la présence du même état apo-

Source : MNHN, Paris

morphe du caractère chez deux taxa subordonnés dont des apomorphies différentes montrent que leur parenté est distante. Si de tels tests s'avèrent négatifs, les hypothèses émises sur ces seuls caractères ne peuvent qu'être soumises au principe de parcimonie. C'est cette démarche que j'ai adoptée ici.

Mise en séquence

Selon l'application du strict modèle de la subordination, tous les groupes monophylétiques reconnus au cours de l'étude d'un taxon donné devraient être nommés dans le cadre de la hiérarchie linnéenne. Ce principe aboutit souvent à une pléthore de catégories et de noms qui encombrent la littérature, et qui sont en définitive bien rarement utilisés. En fait, on se sert le plus souvent d'une combinaison de catégories linnéennes et de mise en séquence (« *sequencing* », Neeson, 1972, 1974).

Il existe plusieurs conventions de mise en séquence, et j'ai trouvé pratique celle proposée par De Souza Amorim (1982a, b). Selon cette convention, lorsqu'ils ne sont pas attribués à des catégories linnéennes, les taxa monophylétiques sont désignés par leur premier rameau suivi du signe $^+$. De Souza Amorim explicite ainsi cette convention :

Groupe A + B + C + D + E = groupe A^+.
Groupe B + C + D + E = groupe B^+.
Groupe C + D + E = groupe C^+.
Groupe D + E = groupe D^+.

Cette convention ne peut évidemment se comprendre que par référence aux cladogrammes donnés. La plupart des cladogrammes de De Souza Amorim sont dissymétriques (en peigne), et le « premier rameau » est donc le plus plésiomorphe. La plupart de ceux que l'on trouvera plus loin sont symétriques ; dans ce cas, j'ai choisi comme nom-support du groupe celui du genre, ou de l'espèce, qui me semblait le plus plésiomorphe.

HISTORIQUE

Les premières classifications explicitement évolutionnistes des Diptères ont été proposées par Brauer (1883), Osten Sacken (1891, 1892) et Lameere (1906), tandis que des hypothèses de phylogénie plus ou moins élaborées ont été émises sur les Mycetophiloidea par Meunier (1904), Enderlein (1911), Malloch (1917), Edwards (1926), Fisher (1937, 1941), Hendel (1938), Rohdendore (1946, 1964), Shaw (1948a), Shaw & Shaw (1951), Séguy (1951) et Plachter (1979b). Je ne discuterai pas ici de ces diverses hypothèses « pré-hennigiennes » ou « non-hennigiennes » : elles seront évoquées par la suite lorsque ce sera nécessaire ; le lecteur intéressé pourra d'ailleurs se reporter à mon travail de 1986b, où elles sont commentées et le plus souvent traduites par des phylogrammes.

Après la parution de l'ouvrage fondamental de Hennig (1950) sur la systématique phylogénétique, deux auteurs seulement ont émis sur la phylogénie des Mycetophiloïdea des hypothèses conformes à ses principes : ce sont Hennig lui-même (principalement 1954) et Tuomikoski (1966a, b, c).

Les hypothèses de Hennig

Hennig consacre 19 pages de son travail de 1954 aux « Fungivoriformia »[43]. J'ai déjà résumé ses hypothèses générales sur ce groupe (Matile, 1981a, et introduction du présent travail), et je

43. Hennig utilise comme racine des noms du groupe-famille les genres établis par Meigen en 1800, abandonnés plus tard en faveur de ceux de 1803. Dans la suite de la discussion, je me servirai des noms formés sur ces derniers.

Source : MNHN, Paris

me bornerai ici à en rappeler ce qui porte de près ou de loin sur les Keroplatidae.

Les Mycetophiliformia de HENNIG rassemblent deux superfamilles, celle des Mycetophiloidea et celle des Cecidomyioidea. La première renferme les Pachyneuridae, Mycetobiidae, Ditomyiidae, Diadocidiidae, Keroplatidae, Bolitophilidae, Sciophilidae, Manotidae, Lygistorrhinidae, Mycetophilidae et Sciaridae. La seconde, plus évoluée, est formée des Corynoscelidae, Scatopsidae et Cecidomyiidae. L'ensemble des Mycetophiliformia forme le groupe-frère des Bibioniforma, dont ils se distinguent par l'affaiblissement ou la disparition de la partie basale de la nervure médiane (lorsqu'une nervure longitudinale occupe la position normale de la base de M, il s'agit en fait de la transverse basale). L'ensemble Mycetophiliformia + Bibioniformia représente le groupe-frère des Anisopodiformia, le tout formant la section des Bibionomorpha.

HENNIG note que les Ditomyiidae, dont la monophylie est assurée par la réduction de la sous-costale [44], présentent parfois, comme les Keroplatidae, une fusion radiomédiane. Il cite à ce propos le genre *Nervijuncta* Marshall ; j'ajoute que ce caractère est également présent chez d'autres Ditomyiidae : *Calliceratomyia* Lane, *Rhipidita* Edwards et, à un moindre degré, *Celebesomyia* Saigusa (où la fusion radiomédiane est punctiforme). Il pose la question de savoir s'il s'agit d'une convergence avec les Keroplatidae, ou bien d'une indication de proche parenté.

Les Keroplatidae sont formés de deux sous-familles, Keroplatinae et Macrocerinae. Ils sont plus plésiomorphes que les Ditomyiidae par leur sous-costale complète et bifurquée, plus apomorphes au contraire dans le développement du secteur radial, notamment le raccourcissement de R4. Tous les Keroplatidae ont une fusion radiomédiane, et donc la transverse antérieure (ta) a disparu [45].

HENNIG consacre une longue discussion à la longitudinalisation de tb chez les Bolitophilidae, qui préfigure ce qui se passe chez les Sciophilidae, Mycetophilidae et Sciaridae, où cette transverse en vient à occuper la position de la base du secteur médian. Ce caractère est pour lui la preuve que Sciophilidae + Mycetophilidae + Sciaridae forment ensemble un groupe monophylétique.

À propos d'*Arachnocampa*, il mentionne que ce genre initialement classé dans les Bolitophilidae en diffère par la disparition de R4. Si par ses larves il est proche des Keroplatidae, il s'en sépare ici aussi par l'absence de R4, et de surcroît par la présence d'un secteur médian basal bien développé. Pour lui, la position systématique d'*Arachnocampa* demeure inexpliquée. C'est aussi le cas des Lygistorrhinidae et Manotidae, dont la nervation est trop fortement réduite pour que l'on puisse en déterminer les affinités.

En ce qui concerne les Mycetophiliformia mésozoïques, HENNIG commence par refuser de prendre en compte les options systématiques de ROHDENDORF (1946), dont il tire cependant les données fossiles, les genres de cet auteur étant de toute évidence pour la plupart polyphylétiques [46]. Pour lui, aucun des fossiles du Dogger inférieur décrits par ROHDENDORF dans les Pleciofungivoridae et les Allactoneuridae Mesosciophilinae ne montre de relations de parenté reconnaissables avec les *Allactoneura* [47] ou les Macroceridae + Keroplatidae actuels. Les Mesosciophilinae appartiennent au groupe de parenté des Sciophilidae-Sciaridae-Mycetophilidae, et certains d'entre eux pourraient même en être les ancêtres directs.

HENNIG reste très incertain sur les relations de parenté des Keroplatidae + Macroceridae ; il évoque à leur sujet les Ditomyiidae, les Bolitophilidae et les Diadocidiidae. Ses hésitations se traduisent par le fait que, dans son diagramme, il les place entre Diadocidiidae et Bolitophilidae, alors que dans le texte ils sont traités entre Ditomyiidae et Diadocidiidae.

Il est « tenté de supposer » que les Keropla-

44. COLLESS (1970a) a décrit un genre *Crioniseca*, Ditomyiidae incontestable, dont la sous-costale se termine sur la costale. Pour MUNROE (1974), la famille est fondée sur des caractères qui semblent plésiomorphes, et pourrait donc ne pas être monophylétique. La famille est ainsi délimitée par MUNROE : M1+2 et M3+4 reliées à la base (m-cu des auteurs présente) ; section basale de M absente ; R4 longue, dépassant généralement la moitié de R5.

45. Le texte mentionne « tb » : il s'agit d'un lapsus ou d'une coquille.

46. Voir aussi, à ce sujet, MATILE, 1981a.

47. La reconnaissance de cette famille par HENNIG, et son hypothèse de proche parenté avec les Keroplatidae, reposent sur une erreur de détermination rectifiée par la suite (HENNIG, 1955) : la série d'*Allactoneura* examinée renfermait un exemplaire d'*Orfelia* (Keroplatidae), celui-là même que HENNIG prit au hasard pour en dessiner l'aile ! Il n'y a pas de fusion radiomédiane chez *Allactoneura*.

Source : MNHN, Paris

tidae et les Diadocidiidae font partie de la souche (« *Stamme* ») des Mycetophiloidea. Comme par ailleurs il évoque au sujet des Bolitophilidae la longitudinalisation de la transverse basale, qui selon lui donne la clé de la nervation des Sciaridae et des Mycetophilidae (ce qui implique des rapports de parenté plus étroits entre ces trois familles), j'ai extrapolé ces suggestions dans le cladogramme de la figure 992. On en retiendra qu'il n'est pas en accord avec le tableau général donné par HENNIG lui-même en ce qui concerne les positions respectives des Keroplatidae et des Bolitophilidae : il s'agit là d'une interprétation personnelle de certaines allusions de HENNIG, et ce cladogramme ne saurait objectivement lui être attribué.

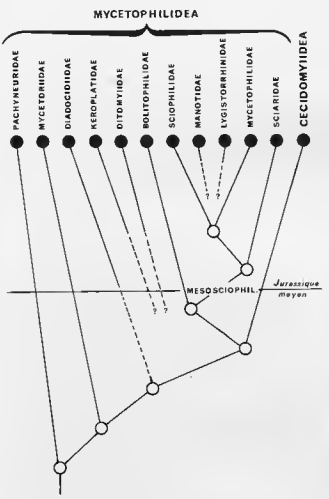


FIG. 992. — Hypothèse de phylogénie des Mycetophiloidea, extrapolée d'après la discussion de Hennig (1954).

HENNIG n'est plus revenu sur la phylogénie des Mycetophiliformia, même dans son travail de 1968, plus particulièrement consacré aux Nématocères ; il y retire cependant les Pachyneuridae des Mycetophiloidea, et même des Bibionomorpha. Cependant, dans son « *Handbuch...* », en 1973, il reconnaît trois superfamilles de Mycetophiliformia : Scatopsoidea, Cecidomyioidea et Mycetophiloidea, éliminant de ces derniers les Mycetobiidae, considérés comme une sous-famille des Anisopodidae. Les Mycetophiloidea tels qu'il les conçoit alors comprennent donc les Ditomyiidae, les Diadocidiidae, les Keroplatidae (avec les « Macroceridae », auxquels il ajoute les Lygistorrhinidae, en accord avec TUOMIKOSKI, 1966c), les Bolitophilidae, les Mycetophilidae (comprenant les Manotidae et les Sciophilidae, qui ne sont plus reconnus comme des familles distinctes), et enfin les Sciaridae [48].

Au sujet des Keroplatidae, HENNIG note qu'aucun caractère fondamental ne leur a été attribué, et que la fusion des secteurs radial et médian (« *Synneurie* ») n'est pas toujours présente chez eux. Il ajoute cependant que toutes les larves connues de cette famille sont « apodes » (dépourvues de bourrelets locomoteurs) et apneustiques, et vivent dans un tube muqueux (rappelons que les larves des Lygistorrhinidae demeurent inconnues à ce jour). Aucun élément phylogénétique n'est donné, et HENNIG insiste encore à plusieurs reprises sur la faiblesse des connaissances à ce sujet.

Comme le révèle l'analyse de ses travaux, l'éminent entomologiste allemand est donc dans une grande incertitude en ce qui concerne les relations internes de parenté des Mycetophiloidea. Il considère toutefois comme acquis que l'ensemble Mycetophilidae + Sciaridae forme un groupe monophylétique plus ou moins apparenté aux Mesosciophilinae du Secondaire (peut-être ancestraux) et aux Bolitophilidae actuels. Il ne semble pas envisager de rapports phylogénétiques particuliers de ce groupe avec les Keroplatidae.

48. HENNIG y ajoute avec doute les Baeonotidae, dont il estime que c'est à juste titre que je les avais moi-même placés dans les Sciaridae (MATILE, 1970b). En fait, *Baenotus* Byers appartient aux Cecidomyiidae Lestremiinae, où il représente la tribu monotypique des *Baenotini* (GAGNÉ, 1981b).

Source : MNHN, Paris

Les hypothèses de Tuomikoski

Tuomikoski s'est intéressé dès 1961 à la systématique des Bibionomorpha, en leur consacrant d'abord un travail portant sur la position des Anisopodidae et des Protorhyphidae, travail qui ne connut malheureusement pas de suite. Il propose ensuite des hypothèses sur la phylogénie de deux groupes de Mycetophilidae, les *Exechiini* et les Manotinae (Tuomikoski, 1966a, b), puis sur la position systématique du genre *Lygistorrhina* Skuse (Tuomikoski, 1966c). Les deux premiers travaux ne relèvent pas de la présente discussion, mais seront occasionnellement exploités dans l'analyse des caractères. Quant au dernier, il renferme une hypothèse fort intéressante ici.

Tuomikoski considère les Mycetophilidae *sensu* Edwards (1925) comme une superfamille, les Mycetophiloidea, comprenant les Ditomyiidae, Diadocidiidae, Bolitophilidae, Sciaridae, Keroplatidae (Keroplatinae et Macrocerinae des auteurs, plus le genre *Arachnocampa*) et Mycetophilidae (Sciophilinae, Mycetophilinae et peut-être Manotinae). Il pense que le genre *Lygistorrhina* Skuse (avec ses synonymes *Probolaeus* Williston et *Palaeognoriste* Meunier)[49], récent, pauvre en espèce, à répartition tropicale-subtropicale, est un genre fortement apomorphe ayant pris naissance sous forme d'un groupe spécialisé de la famille des Keroplatidae, et plus particulièrement proche de *Macrocera* et des genres apparentés (« *the macrocerine group of genera* », que Tuomikoski ne reconnaît pas comme sous-famille). Il ressort de sa discussion qu'il considère ces genres comme le groupe-frère de *Lygistorrhina* et *Palaeognoriste*, mais il ne donne aucune indication sur le niveau hiérarchique à donner à ces taxa.

L'hypothèse de Tuomikoski est fondamentale en ce sens qu'elle porte sur la monophylie des Keroplatidae, éventuellement sur l'identité de leur groupe-frère. Elle sera donc discutée en détail plus loin (p. 371).

LA MONOPHYLIE DES KEROPLATIDAE

Macrocerinae et Keroplatinae

Depuis le début de ce siècle, tous les auteurs s'accordent à reconnaître l'étroite parenté existant entre *Macrocera* et ses alliés d'une part, et les groupes de genres rassemblés autour de *Keroplatus* et d'*Orfelia* d'autre part, c'est-à-dire entre les Macrocerinae et les Keroplatinae d'Edwards.

La monophylie de l'ensemble Macrocerinae + Keroplatinae est indiquée par le caractère indubitablement apomorphe de la fusion partielle des nervures R4+5 et M1+2+3 dans le secteur basal de l'aile, accompagné de la disparition de la transverse antérieure (Hennig, 1954 ; Matile, 1981a). On verra au chapitre consacré aux relations phylogénétiques entre les sous-familles (p. 478) qu'il existe de nombreuses autres synapomorphies entre ces deux taxa, par rapport aux Arachnocampinae. Cependant, un problème embarrassant se pose en raison de l'existence de deux genres de Keroplatinae appartenant à la tribu des *Orfeliini* et dépourvus de fusion radiomédiane, *Palaeoplatyura* Meunier et *Asynapleba* Matile. *Asynapleba*, d'Afrique du Sud, possède une transverse antérieure quasi punctiforme ; son cas peut s'interpréter comme la première étape d'un morphocline conduisant à la disparition de cette transverse, et qui peut s'observer aussi chez le *Macrocerini Chiasmoneurella* (fig. 326). Le deuxième état est représenté par certains Macrocerinae du genre *Chiasmoneura*, à fusion radiomédiane très réduite (p. ex. fig. 309). Par contre, la transverse antérieure est tout à fait

49. Tuomikoski utilise *Lygistorrhina* au sens large, mais il affirme sans ambiguïté la validité de *Palaeognoriste* et l'appartenance de *L. asiatica* Senior-White à ce genre. Je dois au regretté W. Hennig la communication de l'espèce-type de *Palaeognoriste* et confirme ici les vues de Tuomikoski (*cf.* p. 373).

Source : MNHN, Paris

distincte chez *Palaeoplatyura* (*cf.* VOCKEROTH, 1981, fig. 14, 19), genre actuellement néarctique mais avec des représentants de l'ambre de la Baltique ; il nous faut bien ici postuler une régression. Ce genre, comme *Asynaphleba*, possède tous les autres caractères imaginaux des Keroplatinae (les larves sont inconnues) ; ils ne montrent entre eux aucune synapomorphie particulière et ne peuvent être rapprochés d'aucun autre groupe de Mycetophiloidea. J'ai donc considéré dès 1981 qu'il était plus conforme au principe d'économie de les inclure dans les Keroplatinae que d'en faire des groupes á part.

On notera par ailleurs que certaines espèces de *Bolitophila* montrent une tendance á former une petite fusion radiomédiane ; il s'agit en fait d'une section de tb (voir p. 430). Certains genres de Ditomyiidae (*Calliceratomyia, Nervijuncta, Rhipidita*) en possèdent une trés comparable à celle des Macrocerinae et des Keroplatinae. J'interprète ce fait comme une convergence jusqu'à ce que les premiers états des Ditomyiidae en question soient connus.

ARACHNOCAMPINAE

La position des *Arachnocampa* dans la classification des Mycetophiloidea a été contestée, puisqu'ils ont longtemps été considérés comme des Bolitophilidae, principalement en raison de la présence d'une transverse antérieure distincte. Depuis EDWARDS (1934b), qui s'est fondé sur la morphologie et l'éthologie des larves, leur étroite parenté avec les Keroplatidae est largement admise, bien que pour HENNIG (1954), leur position systématique demeure inexpliquée (mais il les classe sans commentaires dans les Keroplatidae en 1973).

EDWARDS a comparé les larves d'*Arachnocampa luminosa* et de *Cerotelion lineatum* (sous le nom générique de *Keroplatus*) et noté les analogies suivantes :

* Régime au moins en partie carnivore.
* Corps vermiforme, trés allongé.
* Tête complètement rétractile dans le thorax.
* Capsule céphalique au moins aussi longue que large, de couleur claire ; profondément excavée ventralement, la marge postérieure des plaques épicraniales échancrée.
* Labre en capuchon proéminent, avec une sclérification en arceau, pratiquement libre du clypéus à la base.
* Mandibules plus longues que larges, avec quatre dents apicales dont l'une séparée des trois autres.
* Antennes en verre de montre.
* Absence de stigmates fonctionnels.
* Tégument abdominal avec 6-8 sillons transversaux par segments, correspondant à des bandes de cellules pigmentaires hypodermales.
* Dernier segment abdominal extensile et portant une paire de papilles.
* Tubes de Malpighi plus ou moins dilatés à l'apex et intimement connectés au rectum.

EDWARDS ajoute à ces caractéres, destinés à séparer les Keroplatidae des Bolitophilidae, le fait que chez les premiers la nymphe est immobile et fixée au réseau filamenteux larvaire, tandis que chez les derniers la nymphose a lieu dans le sol et la nymphe est active.

Ces caractères sont tout á fait valables pour opposer *Arachnocampa* (et indirectement l'ensemble des Keroplatidae) aux Bolitophilidae, et la démonstration d'EDWARDS est á ce titre parfaitement convaincante. Par contre, sa liste ne peut être entiérement utilisée pour définir les Keroplatidae par rapport á toutes les autres familles de Mycetophiloidea.

En effet, certains Mycetophilidae Mycomyinae ont un régime au moins en partie prédateur[50]. Beaucoup d'autres larves de Mycetophiloidea ont un corps allongé et vermiforme, notamment les Diadocidiidae et certains Mycetophilidae Sciophilinae. La plupart ont également la tête rétractile dans le prothorax. La capsule céphalique des larves de *Diadocidia* est nettement plus longue que large (fig. 995). Les plaques épicraniales des larves de Ditomyiidae sont aussi profondément échancrées en arriére que celles des Keroplatidae (fig. 993). Le sclérite labral en arceau est commun á tous les Mycetophiloidea sauf les Bolitophilidae, de même que les antennes en verre de montre existent chez tous sauf les Bolitophilidae (fig. 994) et les Ditomyiidae.

50. J'ai fait connaître dés 1963 la zoophagie de la larve de *Neoempheria striata* (Meigen).

Source : MNHN, Paris

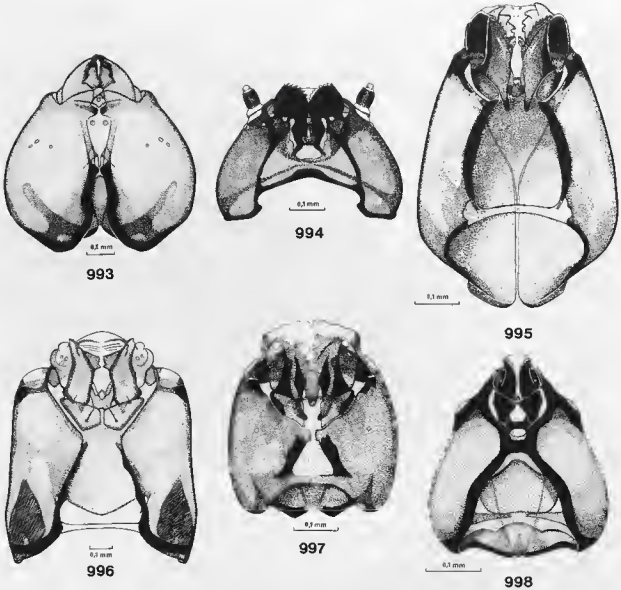


FIG. 993-998. — Capsule céphalique des larves des différentes familles de Mycetophiloidea, vue ventrale après potassage : 993, *Ditomyia fasciata* (Meig.) (Ditomyiidae) ; 994, *Bolitophila hybrida* (Meigen) (Bolitophilidae) ; 995, *Diadocidia valida* Mik (Diadocidiidae) ; 996, *Keroplatus heimi* Mat. (Keroplatidae) ; 997, *Bradysia sp.* (Sciaridae) ; 998, *Mycetophila fungorum* (De Geer) (Mycetophilidae).
D'après Matile (1981a).

Toutes les larves de Mycetophiloidea sauf celles des Bolitophilidae et des Mycetophilinae tissent des toiles dans lesquelles elles se déplacent, et presque toutes tissent un cocon ou une toile de nymphose, lâche ou serré. Ces toiles larvaires renferment toutes des gouttelettes de sécrétion (*cf.* PLACHTER, 1979a). Le caractère des dents mandibulaires, dont l'une est plus éloignée des autres, est variable chez les Mycetophiloidea. La capsule céphalique est profondément échancrée ventralement chez les Diadocidiidae et beaucoup de Mycetophilidae. Chez ces derniers, il existe des papilles anales bien développées et le labre est souvent saillant en avant.

On retiendra donc comme propre aux Keroplatidae, *Arachnocampa* compris, les mandibules plus longues que larges, l'absence de stigmates fonctionnels, le sillonnement abdominal et la connexion des tubes de Malpighi à la partie postérieure de l'intestin.

Source : MNHN, Paris

Le caractère de la longueur mandibulaire est difficile à interpréter phylogénétiquement. Les Pachyneuridae, les plus primitifs des Bibionomorphes, ont des mandibules courtes (fig. 999), tandis que celles des Bibionidae (fig. 1000) ressemblent beaucoup à celles des Keroplatidae (fig. 1001). Comme les mandibules sont courtes chez la plupart des autres Mycetophiloidea, je considèrerai comme apomorphe le cas d'allongement, plus conforme au principe d'économie puisqu'il n'implique que deux cas d'évolution parallèle, celui des Bibionidae et des Keroplatidae. On reviendra plus loin (p. 386) sur les mandibules des Mycetophilidae Mycetophilinae (fig. 1002) et des Bolitophilidae, dont la structure implique un développement de nature différente.

Lorsque j'ai proposé explicitement de réunir Arachnocampinae, Macrocerinae et Keroplatinae en une seule famille, celle des Keroplatidae (MATILE, 1981a), je me suis fondé sur le seul caractère de la réduction du système respiratoire larvaire, fonctionnellement apneustique, caractère dont la forte apomorphie ne peut être mise en doute. En effet, aucune autre famille de Diptères terrestres n'est apneustique dans ses derniers stades [51].

On connaît cependant une larve de Keroplatidae hémipneustique, celle de *Planarivora* Hickman, de Tasmanie et d'Amérique du Sud. J'ai interprété ce caractère comme une réouverture des stigmates, liée au mode de vie très particulier de ces larves, endoparasites de Planaires terrestres. *Planarivora* possède en effet par ailleurs de nombreux caractères propres aux Keroplatidae Keroplatinae, bien que sa larve ne soit pas pigmentée (il s'agit ici aussi, sans doute, d'une régression liée au parasitisme).

PLACHTER (1979b) mentionne encore quelques caractères qui lui paraissent propres aux Macrocerinae et aux Keroplatinae (dans lesquels il comprend *Arachnocampa*). Il s'agit là encore de caractères larvaires. Ainsi, il note le nombre élevé de sensilles sur la zone sensorielle des palpes maxillaires (huit, dont trois fusionnées, chez *Arachnocampa*), ainsi que l'absence de la soie, ou du groupe de soies, qu'il baptise S II, et qui est normalement présente, chez les Mycetophiloidea, proximalement à la zone interne denticulée des maxilles.

Je soupçonne le premier caractère d'être une plésiomorphie, car les sensilles sont nombreuses (huit ou plus) et particulièrement bien développées sur les palpes maxillaires des larves de Bibionidae, d'Hesperinidae et même de Pachyneuridae (voir les figures de KRIVOSHEINA & MAMAEV, 1967). Quant à la soie S II, elle n'existe pas chez ces Bibionomorphes. Il est possible qu'elle représente une apomorphie de l'ancêtre des Mycetophiloidea et qu'elle ait disparu chez celui des Keroplatidae, auquel cas nous serions bien en présence d'une apomorphie relative. C'est encore une fois une hypothèse fondée sur le principe d'économie, car S II est bien développée dans tous les autres groupes de Mycetophiloidea.

Depuis WHEELER & WILLIAMS (1915), on sait que chez *Arachnocampa luminosa* la partie distale des tubes de Malpighi de la larve vient s'accoler le long de la partie postérieure de l'intestin, formant à ce niveau l'organe lumineux particu-

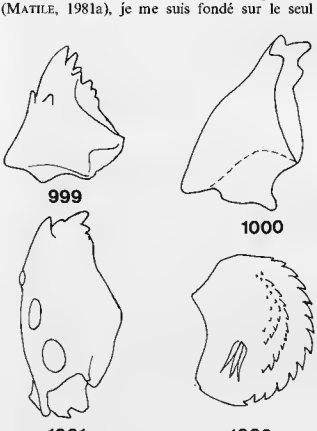


FIG. 999-1002. — Mandibules larvaires : 999, *Pachyneura* ; 1000, *Bibio* ; 1001, *Arachnocampa* ; 1002, *Mycetophila*. Fig. 999-1000 d'après Krivosheina & Mamaev, 1967.

51. Selon PLACHTER (1979b) la larve II de *Bolitophila* est apneustique. Les larves de Ceratopogonidae (Chironomoidea) le sont aussi : ce sont des aquatiques dont certains sont devenus terrestres, et il ne peut s'agir ici que d'une convergence.

Source : MNHN, Paris

lier à ce genre. Il était permis de penser que cette structure était due à une modification des tubes de Malpighi en fonction de la luminescence, mais le même caractère (cryptonéphridie) a été décrit par STAMMER (1933) chez la larve de *Keroplatus testaceus* Dalman [52], et peut s'observer sur celle d'un *Orfelia s. l.* figurée par MANSBRIDGE (1933). Le premier, EDWARDS (1934b) a cité, on l'a vu, ce caractère comme étant commun à *Arachnocampa* et à *Cerotelion*. PLACHTER (1979b) a étendu cette observation à l'ensemble Macrocerinae + Keroplatinae (voir aussi ZAITSEV, 1983a). La cryptonéphridie a également été signalée chez les Pachyneuridae et les Bibionidae par KRIVOSHEINA (1969).

On sait que la cryptonéphridie (POLL, 1932a, b) existe chez nombre d'imagos de Coléoptères, toutes les chenilles de Lépidoptères sauf celles des Hépiales, ainsi que chez les larves de Fourmilions et de certaines Tenthrèdes (WIGGLESWORTH, 1972). Il semble peu douteux que cette structure représente bien un caractère évolué ; selon WIGGLESWORTH, il est lié à la réabsorption de l'eau au niveau du rectum. METALNIKOV (1908) avait émis l'hypothèse qu'elle pouvait en même temps jouer un rôle dans la réabsorption de substances toxiques avant qu'elles ne passent dans la cavité générale ; on pourrait alors se demander si la cryptonéphridie des Keroplatidae ne serait pas liée à l'oxalo-sécrétion caractéristique de cette famille.

GREEN (1979b) émet l'hypothèse que la cryptonéphridie d'*Arachnocampa* sert à la régulation de l'environnement ionique du rectum et à la métabolisation des matières organiques ingérées. Cette argumentation est fondée sur la vie prédatrice d'*A. luminosa*, qui provoquerait des apports brusques et abondants de nourriture ; mais GREEN ignore l'existence de cette structure chez des Keroplatidae sporophages, des Pachyneuridae xylophages et des Bibionidae saprophages. Pour ZAITSEV (1983a), au contraire, la cryptonéphridie des Keroplatidae permettrait la récupération des substances minérales au profit des glandes salivaires, *via* l'hémolymphe ; ces substances minérales agiraient alors sur la fraction hydrosoluble de la salive pour former les sécrétions acides des toiles de cette famille, qui leur permettent de tuer rapidement leurs proies. Là encore, c'est ignorer l'existence de Keroplatidae sporophages, et des Mycetophilidae non cryptonéphridiens et tissant néanmoins des toiles à contenu acide.

Les arguments de GREEN et de ZAITSEV ne peuvent s'appliquer aux larves sporophages que si la cryptonéphridie est chez elles une relique d'un régime ancestral carnivore. Notons toutefois que pour ZAITSEV, l'anatomie du tube digestif est d'abord commandée par la position systématique du groupe, et ensuite seulement par les spécialisations trophiques, et qu'il tire argument de l'existence de la cryptonéphridie chez les Pachyneuridae et les Bibionidae, plus primitifs que les Keroplatidae, pour avancer que cette structure est plésiomorphe. Elle est toutefois inconnue chez les Nématocères plus primitifs que les Bibionomorphes, et sans doute faut-il y voir une tendance évolutive particulière à cet infra-ordre, réalisée parallélement une fois chez les Pachyneuriformia, une fois chez les Bibioniformia et une fois chez les Mycetophiliformia. À l'intérieur de ces derniers, il s'agirait donc d'une autapomorphie des Keroplatidae. Quant à sa signification fonctionnelle, elle demeurera inconnue tant qu'il n'aura pas été procédé à des expérimentations.

PLACHTER cite encore comme caractère commun aux larves de Keroplatidae la longueur inhabituelle de l'œsophage, qui est pratiquement aussi long que l'intestin moyen. Pour lui, ce fait est lié au régime carnivore ; il oublie cependant que les larves de *Keroplatus* sont surtout sporophages et possèdent cependant un œsophage aussi long que les autres. Si son interprétation est exacte, on aurait ici encore une indication en faveur de la nature secondaire du régime sporophage chez les Keroplatidae. L'œsophage étant très court chez tous les autres Mycetophiloidea, j'interprète son allongement chez les Keroplatidae comme une apomorphie.

D'autres caractères cités par PLACHTER comme particuliers aux Keroplatidae se retrouvent en fait chez d'autres groupes de Mycetophiloidea. Ainsi, le labre conique, couvert dorsalement de nombreuses sensilles particulières, existe aussi chez les Mycetophilidae ; les prémandibules de

52. DUFOUR (1839a) représente ces tubes libres à l'apex chez *K. tipuloides* Bose. J'ai constaté que cette espèce était bien cryptonéphridienne ; sans doute s'étaient-ils détachés à la dissection, et DUFOUR n'a-t-il pas attaché d'importance à une connexion qu'il pouvait penser membraneuse.

Source : MNHN, Paris

ceux-ci et des Sciaridae sont de même type que celles des Keroplatidae. Certaines larves de Mycetophilidae présentent aussi une pigmentation sous-cutanée (mais sa nature, hypodermique ou non, n'a pas été établie).

Enfin l'acidité de la sécrétion larvaire, dont PLACHTER souligne qu'elle est particulièrement élevée chez les Keroplatidae, est de nature clinale. Dans cette famille, le pH se situe le plus souvent entre 1,3 et 1,6, mais celui d'*Urytalpa ochracea* (Meigen) est compris entre 3,6 et 4, rejoignant ainsi ceux de *Diadocidia* (Diadocidiidae) et de *Mycomya* (Mycetophilidae), qui vont de 4 à 4,5. Je pense cependant qu'une acidité inférieure ou au plus égale à 4 peut être tenue comme un état évolué propre aux Keroplatidae.

On sait que la salive des larves de Keroplatidae étudiée par BUSTON (*in* MANSBRIDGE, 1933) renfermait de l'acide oxalique, métabolite rarissime chez les Insectes. Sa présence n'a pas été testée chez *Arachnocampa*, ni chez les autres Mycetophiloidea à toiles fortement acides ; on ne peut donc savoir, pour l'instant, s'il peut s'agir d'une autapomorphie des Keroplatidae.

AUTAPOMORPHIES DES KEROPLATIDAE

Il ressort des pages précédentes que, compte-tenu de certains parallélismes vraisemblables avec d'autres Bibionomorphes, l'hypothèse de monophylie des Keroplatidae repose sur sept autapomorphies de leurs larves, qui sont :

* fonctionnellement apneustiques ;
* cryptonéphridiennes ;
* à œsophage à peu près aussi long que l'intestin moyen ;
* à mandibules longues et étroites ;
* à sensille S II absente ;
* à abdomen finement annelé, avec des bandes hypodermales pigmentées ;
* à sécrétion salivaire fortement acide, au plus égale à pH 4, dans la grande majorité des cas inférieure à pH 3.

Cette hypothèse de monophylie ne repose que sur des caractères larvaires, ce qui est regrettable, car ils n'ont pu être recherchés que sur une douzaine des quelque 80 genres qui composent la famille. S'il me paraît peu douteux que les Keroplatidae tels qu'ils sont conçus ici représentent bien un ensemble monophylétique, je suis conscient que cette hypothèse demande à être étayée par des synapomorphies imaginales que je n'ai pas su découvrir. La cause de cette insuffisance réside sans doute dans les très nombreux phénomènes de développement parallèle qui se sont produits chez les Mycetophiloidea. Il se pourrait aussi que les formes larvaires, dont la vie est plus longue que celle des imagos, qui sont soumises à des exigences écologiques précises et qui doivent accumuler les réserves nécessaires à la vie imaginale, à l'accouplement et à la ponte, soient davantage soumises aux pressions de sélection, et montrent donc seules les premiers signes de l'apparition des clades. Mais il entre certainement aussi en jeu une connaissance trop fragmentaire de la morphologie imaginale du reste de la superfamille. On en verra la preuve plus loin dans l'incapacité où je me suis trouvé de proposer une hypothèse autre que provisoire sur les relations phylogénétiques entre les différentes familles de Mycetophiloidea.

Ceci m'amène à étudier la position des Lygistorrhinidae, que TUOMIKOSKI (1966c) a proposé, on l'a vu, d'inclure dans les Keroplatidae, et dont les larves sont inconnues.

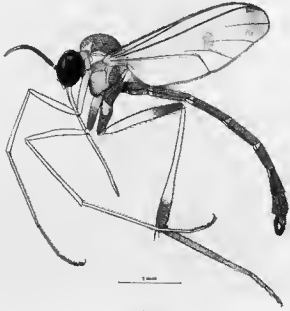
LE PROBLÈME DES LYGISTORRHINIDAE

THOMPSON (1975) a montré que l'hypothèse de TUOMIKOSKI reposait à la fois sur des symplésiomorphies et sur des erreurs d'interprétation. Il ne nie cependant pas l'importance du caractère sur lequel l'auteur finlandais se fonde pour rechercher les parentés des Lygistorrhinidae chez les Keroplatidae ou les Mycetophilidae, à savoir l'étroitesse de l'insertion de l'abdomen sur le thorax. Thompson écrit en effet : « *The significant point in Tuomikoski's paper is that* Lygis-

Source : MNHN, Paris

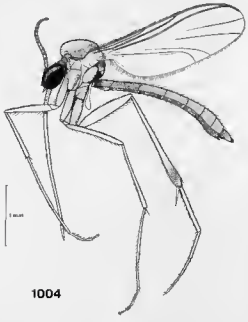
torrhina *has the peculiar narrow insertion of the abdomen, a condition found only in the highly specialized families of fungus-gnats (Keroplatidae and Mycetophilidae). However, whether* Lygistorrhina *can be grouped with either or neither of these 2 families cannot be determined at the present due to the lack of knowledge about the phylogenetic characters and interrelationships of these groups*».

J'ai donc estimé nécessaire d'envisager attentivement le problème des Lygistorrhinidae. Il s'agit en effet de savoir, au cas où ceux-ci ne peuvent être inclus dans les Keroplatidae faute de synapomorphies significatives, si le caractère

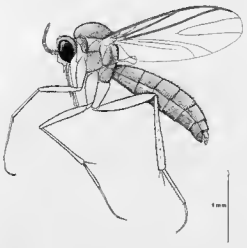


1003

1005



1004



1006

FIG. 1003-1006. — Habitus des Lygistorrhinidae : 1003, *Lygistorrhina insignis* Skuse ; 1004, *Probolaeus singularis* Williston ; 1005, gen. sp. (Afrique centrale) ; 1006, *Palaeognoriste sciariforme* Meunier.

Source : MNHN, Paris

de l'insertion abdominale, et d'autres caractéres á rechercher, sont susceptibles d'indiquer des relations de groupe-frère soit entre Lygistorrhinidae et Keroplatidae, soit entre cette famille et un ensemble Lygistorrhinidae + Mycetophílidae. J'ai donc entrepris une révision de ce groupe, dont j'ai pu examiner un matériel trés varié, comprenant notamment les espèces-types de *Lygistorrhina* Skuse, *Probolaeus* Williston et *Palaeognoriste* Meunier, ainsi qu'un certain nombre de taxa inédits.

Palaeognoriste a été mis en synonymie avec *Lygistorrhina* par EDWARDS (1925). Je le rétablis au niveau générique en raison des différences suivantes avec le genre de SKUSE : trompe beaucoup plus courte, sous-costale et fourche médiane entiére, M4 prolongée jusqu'á la base de l'aíle, tíbia III non fortement élargi á l'apex, portant une rangée de macrochétes externes et des microchètes disposés en rangées régulières, tibia II avec deux éperons (fig. 1006). Sauf la disposition des microchètes tibiaux (*cf.* analyse des caractères, A.3.3.1), tous ces caractéres sont plésiomorphes. Le genre comprend deux espèces fossiles de l'ambre de la Baltique et deux, dont une inédite, de la région orientale (Sri Lanka).

Probolaeus, également mis en synonymie par EDWARDS, mais dès 1912, est considéré par THOMPSON comme un sous-genre de *Lygistorrhina*. Comprenant plusieurs espèces néotropicales et une néarctique, *Probolaeus* diffère de *Lygistorrhina* par la sous-costale longue, le plus souvent entiére, le tibia II avec deux éperons, M4 prolongée jusqu'à la base de l'aile et les hanches postérieures aussi longues que les médianes (fig. 1004). Dans l'état actuel des connaissances, ce taxon n'est ainsi caractérisé que par des plésiomorphíes. Je ne le place donc au niveau générique que pour des raisons pratiques, en attendant une étude plus complète de tous ses représentants.

Enfin un genre inédit, avec deux espèces camerounaises, se situe tout á fait á part des autres par la trompe minuscule, le thorax particuliérement bossu, M4 formant avec Cu1b une fourche en position distale, et enfin les yeux composés distinctement séparés en deux zones, la dorsale formée d'ommatidies beaucoup plus grandes que les ventrales. Par ailleurs, les antennes sont trés courtes, la costale forme une saillie avant l'embouchure de R1, le tibia III est plus fortement dilaté, et le protarse bien plus élargi, que chez tous les autres Lygistorrhinidae. Les hanches postérieures sont aussi longues que les médianes (fig. 1005).

En ce qui concerne la nervation alaire, il faut noter deux erreurs d'interprétation de HENNIG (1954), qui ne connaissait probablement *Lygistorrhina* que par les figures de la nervation données par JOHANNSEN (1909) et HENDEL (1938) ; or celles-ci ont été recopiées, et mal recopiées, d'aprés SKUSE (1890). Le dessin de SKUSE représente bien, à la base de l'aile, entre R1 et R5, une petite nervure transverse qui correspond á Rs. JOHANNSEN et HENDEL, en reproduisant l'original, ont négligé cette nervure, ce qui fait que R5 paraît se prolonger librement jusqu'á l'extrême base de l'aile, sur leurs dessins comme sur celui de HENNIG. Ce dernier a donc interprété le segment basal de R5 comme correspondant aux transverses antérieure et basale confondues.

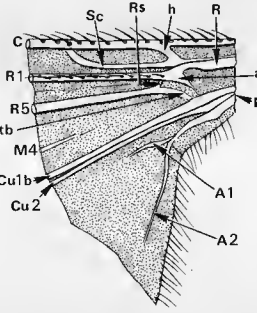


FIG. 1007. — Région basalaire de *Probolaeus sp.*
arc : arculus ; *pmp* : plaque médiane proximale.

EDWARDS (1925) avait cependant bien insisté sur le caractère unique que représentait la position de Rs au niveau de la transverse humérale. Le segment de nervure situé *en avant* de Rs ne peut en aucun cas appartenir à la transverse antérieure, encore moins á la basale. De plus, HENNIG considére la nervure longeant Cu1b comme la première anale. Cette nervure est en fait plus proche de Cu1b que ne l'a figuré

Source : MNHN, Paris

HENDEL, et suit tout à fait le trajet que parcourt Cu2 chez tous les autres Mycetophiloidea. Il s'agit par ailleurs d'une nervure concave, ce qui indique sans ambiguïté que nous sommes là en présence de Cu2.

L'étude de la base de l'aile de *Probolaeus* (effectuée sur une espèce inédite de la Guadeloupe proche de *P. urichi* Edwards) permet de résoudre le problème de la nervation alaire des Lygistorrhinidae (fig. 1007). Rs, petite et verticale, est précédée d'une faible nervure située en avant de l'arculus et reliant R5 et Cu1b. Il ne peut s'agir que des transverses antérieure et basale, alignées et continues du fait de la régression de la base du secteur médian. Enfin, une faible trace basale représente un rudiment de A1, confirmant ainsi l'interprétation de Cu2. A1 est d'ailleurs nettement visible, bien que peu sclérifiée, chez *Palaeognoriste* (fig. 1008).

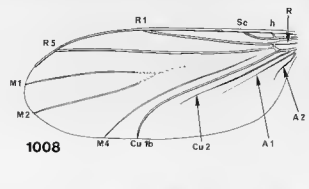


FIG. 1008-1009. — Nervation alaire des Lygistorrhinidae ; 1008, *Palaeognoriste sclariforme* Meunier ; 1009, *Lygistorrhina insignis* Skuse.

EDWARDS (1925) signale une trace basale entre R1 et R5, et l'interprète comme un reste de R2+3 (*cf.* fig. 1008-1009). Certains Macrocerinae présentent le même caractère, mais cette trace se trouve en position moins basale puisque Rs est plus distale (*Angazidzia*, *Chiasmoneura*, certains *Macrocera*). Il s'agit d'un pli concave, comme doit l'être R2+3, mais il pourrait être plus ou moins lié à la mécanique de l'aile. De tels plis existent chez certains Mycetophilidae Mycomyinae, entre R5 et M1 (*Neoempheria* Osten-Sacken, *Parempheriella* Matile), R5-M1 et M2-M4 (*Syndocosia* Speiser) et même R5-M1, M1-M2, M2-M4 et M4-Cu1b (*Dinempheria* Matile). Ces emplacements ne peuvent correspondre à des reliques de nervures longitudinales, et ces plis ont d'ailleurs reçu le nom de « fausses nervures ».

Reste à examiner l'interprétation des pièces buccales des Lygistorrhinidae, fort contradictoire et résumée par THOMPSON. Pour SKUSE (1890) et WILLISTON (1896), la trompe de *Lygistorrhina* et de *Probolaeus* est formée de cinq filaments allongés. MEUNIER (1904) et SENIOR-WHITE (1922), à propos de *Palaeognoriste*, y ajoutent des palpes courts et unisegmentés, comme le fait OKADA (1937b) dans sa description de *Lygistorrhina pictipennis*. Cependant TUOMIKOSKI (1966c), d'après une préparation de *L. brasiliensis* Edwards, précise qu'il n'y a pas de palpes et que la trompe n'est formée que de quatre filaments. Pour lui, ceux-ci représentent un labre impair, une paire de labelles flexibles et dénudés, et un hypopharynx impair ; par conséquent, le labre devait être bifide chez les espèces décrites par SKUSE et WILLISTON.

Après un examen détaillé de *L. sanctaecatharinae* Thompson, celui-ci affirme que tous les Lygistorrhinidae ont une trompe formée d'un

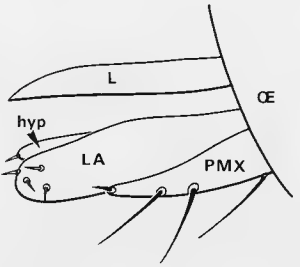


FIG. 1010. — Pièces buccales d'un Lygistorrhinidae inédit du Cameroun, vue latérale.
hyp : hypopharynx ; *L* : labre ; *La* : labelle ; *Œ* : œil ; *PMX* : palpe maxillaire.

Source : MNHN, Paris

labre impair, court et triangulaire, et de cinq filaments allongés : deux palpes maxillaires dorsaux, deux labelles ventrales et un hypopharynx central. J'ai examiné un matériel plus abondant que n'a pu le faire THOMPSON, et potasser la tête de plusieurs espèces : je me trouve en plein accord avec cet auteur. Même le genre africain à pièces buccales très réduites, qu'il ne pouvait connaître, présente cette structure de base. Les pièces buccales y demeurent plus proches de leur aspect habituel, ce qui permet de les identifier, notamment grâce aux longues soies des palpes et aux courtes sensilles apicales des labelles (fig. 1010). Les courts palpes maxillaires signalés par MEUNIER et SENIOR-WHITE chez *Palaeognoriste* résultent d'une mauvaise interprétation du labre, inhabituel pour des Mycetophiloidea en ce sens qu'il est dressé en avant et pointu à l'apex.

Cependant, mon attention a été attirée par une espèce africaine inédite dont les palpes sont distincts l'un de l'autre basalement, puis se coaptent en un seul filament (fig. 1011-1012), et ceci même après potassage de la tête. Un examen attentif du matériel à ma disposition a montré que si tous les exemplaires capturés en alcool avaient les pièces buccales écartées au moins à l'apex, bon nombre de ceux (plus rares) récoltés à sec montraient cette coaptation. Nul doute que la trompe des Lygistorrhinidae soit formée, *in vivo*, de quatre pièces coaptées, deux labelles et deux palpes, enfermant l'hypopharynx, et que les divergences des auteurs proviennent ici de la disposition *post mortem* de ces pièces.

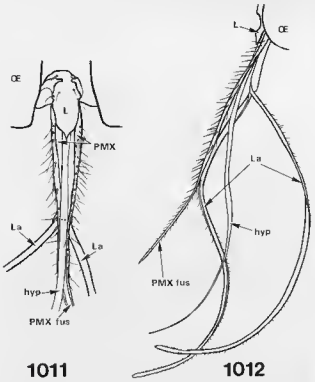


FIG. 1011-1012. — Trompe d'un Lygistorrhinidae inédit d'Afrique orientale : 1011, vue frontale de la base ; 1012, vue latérale.
hyp : hypopharynx ; *L* : labre ; *La* : labelle ; *Œ* : œil ; *PMX* : palpes maxillaires ; *PMXfus* : partie apicale fusionnée des palpes maxillaires.

Ces nécessaires mises au point étant effectuées, il convient maintenant d'analyser les caractères mentionnés par TUOMIKOSKI et THOMPSON. Nous commencerons cette analyse par les sept points contestés par ce dernier.

1) *Présence sur les antennes de macrochètes dorsaux* (TUOMIKOSKI rapproche sur ce point *Lygistorrhina* de *Burmacrocera* Cockerell, Keroplatinae *Orfeliini*). Il s'agit ici d'une plésiomorphie (voir analyse des caractères, A.1.9.3), l'état primitif chez les Diptères étant la présence de macrochètes dorsaux et ventraux. Par contre, la disparition du jeu ventral chez les Lygistorrhinidae est une apomorphie relative, mais la partie systématique de la présente monographie et l'analyse des caractères montrent que ces macrochètes sont très variables, soit que les deux jeux soient présents, soit que le ventral soit réduit ou absent.

2) *Présence d'une trompe allongée, comme chez certains Keroplatidae.* THOMPSON souligne que ce caractère ne peut être retenu comme synapomorphie entre Lygistorrhinidae et Keroplatidae, puisqu'il existe d'autres Mycetophiloidea à trompe allongée. TUOMIKOSKI lui-même cite plusieurs genres de Sciaridae et de Mycetophilidae, mais souligne que chez ces genres l'allongement est surtout dû à la croissance de la partie ventrale de la capsule céphalique, y compris le clypéus, et non par les pièces buccales elles-mêmes, comme chez les Keroplatidae *Rhynchoplatyura* et *Antlemon*. THOMPSON relève que la similarité de longueur des pièces buccales est dénuée de signification en l'absence d'une comparaison détaillée de tous les genres présentant ce caractère, comparaison que ni lui ni TUOMIKOSKI, n'ont faite.

J'ai pu procéder à cet examen, sauf chez les Sciaridae des genres *Eugnoriste* et *Rhynchohetero-trichа*, dont je n'ai pas vu d'échantillons.

Source : MNHN, Paris

D'après la figure d'*Eugnoriste* donnée par STEFAN (1966), la trompe de ce genre est formée par le labre sclérifié et les labelles, entièrement membraneuses à l'exception du sclérite labellaire lui-même. Chez *Rhynchoheterotricha*, l'allongement de la trompe résulte de celui du clypéus, les pièces buccales étant insérées à son apex (FREEMAN, 1960). Bien que FREEMAN ne le précise pas, on peut supposer que la partie ventrale de la trompe résulte de l'allongement du prémentum, comme chez les Mycetophilidae du genre *Gnoriste*.

J'ai souligné que l'allongement avec croissance de labelles sclérifiées était propre aux Lygistorrhinidae et à certains Keroplatidae : *Rhynchoplatyura, Asindulum, Macrorrhyncha* et *Cloeophoromyia* (MATILE 1976a) [53]. Contrairement à l'assertion de TUOMIKOSKI, la trompe d'*Antlemon* n'est pas formée ventralement par les labelles, mais bien par le prémentum. On notera que si les palpes sont courts et s'insèrent à la base de la trompe chez *Antlemon s. str.*, ils participent à l'allongement dans le sous-genre *Antlemonopsis* ; à titre de comparaison, j'ai représenté figures 1013-1014 les trompes d'*Asindulum* et d'*Antlemonopsis*.

Il est difficile de dire si le cas des Lygistorrhinidae africains à trompe réduite, mais dont les labelles sont déjà allongées, représente la première étape d'un morphocline menant à une longue trompe, ou bien s'il s'agit d'une régression. En tout état de cause, la structure de la trompe des Lygistorrhinidae ne peut se comparer à celle de la grande majorité des Keroplatidae. Si l'allongement des labelles était une véritable synapomorphie, héritée de l'ancêtre commun des deux familles, il faudrait postuler un tel nombre de régressions que l'hypothèse en paraît réfutée d'avance.

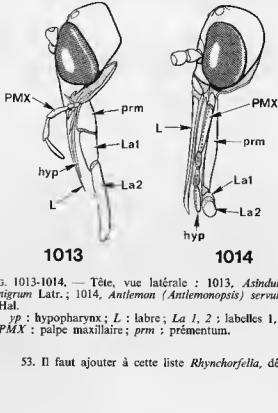


FIG. 1013-1014. — Tête, vue latérale : 1013, *Asindulum nigrum* Latr. ; 1014, *Antlemon (Antlemonopsis) servulum* Hal.
yp : hypopharynx ; *L* : labre ; *La 1, 2* : labelles 1, 2 ; *PMX* : palpe maxillaire ; *prm* : prémentum.

3. *Ciliation tibiale irrégulière, sans macrochètes différenciés.* Ce caractère, d'après TUOMIKOSKI, rapproche *Lygistorrhina* de *Macrocera*. Comme le note THOMPSON, il s'agit bien évidemment d'une plésiomorphie (*cf.* analyse des caractères, A.3.3.1). De toutes façons, *Palaeognoriste* est muni de rangées régulières de microchètes, et ce même genre possède une rangée de macrochètes bien différenciés sur les tibias III, à la différence de *Macrocera* (il y a des macrochètes tibiaux chez *Robsonomyia* et *Hesperodes*). Par ailleurs le Macrocerinae *Srilankana* possède des rangées régulières de microchètes, tandis que de nombreux Keroplatidae et Mycetophilidae montrent au contraire une disposition irrégulière. Ce caractère n'est donc en rien utilisable au niveau hiérarchique envisagé.

4. *Présence d'un peigne antérieur simple.* TUOMIKOSKI note que c'est le cas aussi chez les Ditomyiidae, beaucoup de Bolitophilidae et de Sciaridae, ainsi que chez les Macrocerinae. Là encore, THOMPSON souligne qu'il s'agit d'une symplésiomorphie. C'est en fait la condition la plus répandue chez les Keroplatidae, où le peigne antérieur discret des Keroplatinae a longtemps échappé à l'observation (MATILE, 1982a).

5. *Brièveté des hanches postérieures par rapport aux médianes*, comme chez *Macrocera* et *Fenderomyia*. D'après THOMPSON, ce point n'a guère d'importance, car des hanches postérieures courtes se rencontrent dans quelques autres familles (*cf.* figures *in* SHAW & SHAW, 1951). On a vu plus haut que *Probolaeus* et le genre africain inédit ont les hanches II et III subégales (fig. 1004-1005). L'état de *Lygistorrhina* représente cependant probablement une apomorphie (analyse des caractères, A.3.3.1).

6. *Genitalia mâles de type relativement simple*,

53. Il faut ajouter à cette liste *Rhynchorfella*, décrit récemment (MATILE, 1988c).

Source : MNHN, Paris

comme chez *Diadocidia, Bolitophila, Macrocera, Isoneuromyia, Pyrtaula* et autres. Il s'agit bien entendu d'une plésiomorphie (voir plan de base de cet organe, fig. 68), et l'on s'étonne que TUOMIKOSKI ait pu le faire entrer en ligne de compte.

7. *Structure du thorax très proche de celle de Macrocerinae* Fenderomyia. Il s'agit ici de l'argumentation principale de TUOMIKOSKI, notamment en ce qui concerne la disparition chez les Lygistorrhinidae et *Fenderomyia* de la partie ventrale du mésépimère. THOMPSON rappelle que *Fenderomyia* n'est qu'un synonyme de *Macrocera*, la structure particulière du thorax, décrite par SHAW (1948a) étant le fait d'une déformation *post mortem* du thorax, qui n'est même pas constante au sein de la même espèce (COHER, 1963) ; cette structure, opposée à *Macrocera*, est reproduite ici (fig. 1015-1016) d'après la publication originale de cet auteur. THOMPSON tient donc pour nulle et non avenue la comparaison entre ces deux taxa, d'autant qu'il conteste aussi l'interprétation des pleures faite par TUOMIKOSKI, qui n'a pu examiner que quelques exemplaires conservés à sec.

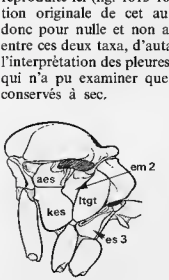


FIG. 1015-1016. — Thorax, hanches et premier segment abdominal, vue latérale : 1015, *Fenderomyia smithi* Shaw ; 1016, *Macrocera formosa* Lœw.
aes : anépisterne ; *em2* : mésépimère ; *es3* : métépisterne ; *kes* : katépisterne ; *ltgt* : latérotergile.
D'après Shaw, 1948a, mod.

À l'appui de sa thèse, TUOMIKOSKI invoquait un certain nombre de caractères du thorax des Lygistorrhinidae ; celui-ci apparaît quelque peu comprimé dorsoventralement ; le proépisterne, court, rencontre le mésokatépisterne inhabituellement haut, à proximité de la suture anapleurale ; le mésanépisterne est beaucoup plus large que haut ; le mésépimère est coupé ventralement par l'extension vers l'avant du latérotergite ; le métépimère et le métépisterne sont particulièrement élevés. Pour lui, ces caractères sont de toute évidence apomorphes et ne sont partagés qu'avec un seul des genres pour lesquels ces structures sont décrites en détail, *Fenderomyia*.

Bien que la structure de ce genre résulte d'un artefact, il n'en demeure pas moins que les structures thoraciques décrites comme apomorphes par l'auteur finlandais existent bel et bien chez les Lygistorrhinidae : si l'on ne peut les comparer avec *Fenderomyia*, il faut quand même rechercher si ces apomorphies présumées pourraient fournir des indications de parenté avec d'autres taxa. THOMPSON écrit en effet : « ... *had his interpretation of the structure of* Lygistorrhina *been accurate and had* Fenderomyia *actually had the peculiar pleural structure attributed to it by Shaw (1948a), then this "supposed synapomorphic" condition would have proven Tuomikoski's contention* ». THOMPSON ne précise pas quelles sont les erreurs d'interprétation de ce dernier, et son schéma de *Probolaeus sanctaecatharinae* n'est pas lui-même particulièrement précis. Je donne donc, figures 1017-1018, des dessins du thorax de *Lygistorrhina insignis* et de *Palaeognoriste sciariforme*, qui n'ont encore jamais été illustrés.

La compression dorsoventrale du thorax est un caractère extrêmement variable, qui n'est d'ailleurs pas constant chez les Lygistorrhinidae, puisque le genre africain inédit montre un scutum particulièrement élevé (fig. 1005). La compression est clinale chez les Keroplatidae (*cf.* analyse des caractères, A.2.2.1) ; il en va de même chez les Mycetophilidae, chez lesquels beaucoup de Sciophilinae, de Gnoristinae et de Leiinae ont le thorax élevé, tandis qu'il est très aplati chez certains Mycetophilinae *Mycetophilini* tels qu'*Epicypta, Platurocypta, Platyprosthiogyne*, etc. Cette compression, certainement apomorphe, n'est l'apanage d'aucune famille dans sa totalité et s'est produite à de nombreuses reprises ; elle est d'ailleurs relativement faible chez les Lygistorrhinidae.

La position très dorsale du proépimère des Lygistorrhinidae par rapport au mésokatépisterne est bien apomorphe, comme on le verra dans l'analyse des caractères (A.2.1.2), mais il s'agit d'un caractère clinal qui se rencontre chez de nombreux Keroplatidae et Mycetophilidae appartenant à des groupes de parenté variés ; il ne peut donc être pris en compte ici.

Source : MNHN, Paris

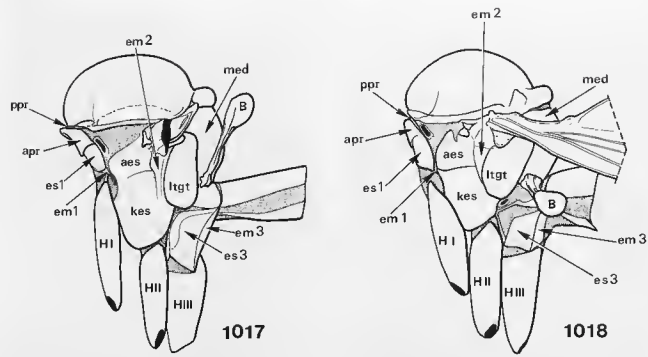


FIG. 1017-1018. — Thorax, hanches et premier segment abdominal, vue latérale : 1017, *Lygistorrhina insignis* Skuse ; 1018 : *Palaeognoriste sciariforme* Meunier.
aes : anépisterne ; *apr* : anlépronotum ; *B* : balancier ; *em 1, 2, 3* : épimères pro-, méso- et métathoraciques ; *es 1, 3* : épisternes pro- et métathoraciques ; *H I, II, III* : hanches I, II, III ; *kes* : katépisterne ; *ltgt* : latérotergite ; *m* : médiotergite ; *ppr* : postpronotum.

TUOMIKOSKI attire également l'attention sur le mésanépisterne, qui est beaucoup plus large que haut. Là encore, il s'agit d'une condition variable, visible dans un état semblable à celui des Lygistorrhinidae, selon les figures de SHAW & SHAW (1951), chez certains Sciophilinae, Gnoristinae, Leiinae et Mycetophilinae. Chez les Keroplatidae, la condition est la même chez les *Keroplatini* des genres *Keroplatus* (fig. 27), *Hikanoptilon* (fig. 641), *Mallochinus* (fig. 738) et *Paracerotelion* (fig. 812), et chez les *Orfeliini* des genres *Orfelia* (fig. 1063), *Truplaya* (fig. 1064), *Isoneuromyia, Taulyrpa, Rhynchoplatyura, Nicholsonomyia, Tamborinea* (fig. 1060) et un genre péruvien inédit proche de *Nicholsonomyia*. Si l'on considère que le mésanépisterne est plus haut que large chez les Mécoptères et les Nématocères primitifs tels que les Tipulidae et les Tanyderidae, l'état des Lygistorrhinidae et des autres Mycetophiloidea mentionnés ci-dessus semble bien apomorphe, mais là encore sa répartition implique que cette tendance évolutive s'est manifestée à plusieurs reprises, et ne peut être prise en compte au niveau hiérarchique où nous nous situons.

Un point fort important de l'argumentation de TUOMIKOSKI repose sur la structure du mésépimère des Lygistorrhinidae, dont la partie ventrale, entre katépisterne et latérotergite, vient à disparaître. On sait que l'auteur fait ici état de la similitude avec *Fenderomyia*, alors qu'il s'agit chez ce dernier d'un artefact. Cependant, il existe bien des Keroplatidae présentant cet état de caractère, et que ni TUOMIKOSKI ni THOMPSON ne pouvaient connaître, puisqu'il s'agit des genres *Vockerothia* (fig. 393) et *Micrepimera* (fig. 415), appartenant aux Macrocerinae, et du Keroplatinae *Nauarchia* (fig. 748), tous trois décrits ici pour la première fois. On ne peut donc négliger d'étudier cet état de caractère.

Chez les Mycetophiloidea, le mésépimère se prolonge normalement, plus ou moins rétréci, jusqu'à la base des pleures. L'état primitif est sans aucun doute celui où la partie ventrale est aussi large que la dorsale, comme chez les Mécoptères (*cf.* analyse des caractères, A.2.2.8). L'état apomorphe de ce pleurite chez les Lygistorrhinidae et les trois genres de Keroplatidae mentionnés ci-dessus ne fait donc aucun doute, mais nous sommes manifestement ici en présence

Source : MNHN, Paris

d'une tendance évolutive rare, qui s'est manifestée à plusieurs reprises. Notamment, elle existe aussi chez les Ditomyiidae, où la partie ventrale du mésépimère est absente chez *Ditomyia, Nervijuncta, Rhipidita* et *Symmerus*. SHAW & SHAW affirment que chez ce dernier le pleurite est en quelque sorte coupé en deux, seules persistant ses parties dorsale et ventrale. Je ne suis pas d'accord avec cette interprétation : ce qu'ils ont pris pour un reste ventral du mésépimère est une partie du katépisterne séparé du reste par une crête, visible également chez *Rhipidita* (fig. 1019). Au contraire, le mésépimère est complet chez *Australosymmerus*. Ici encore, étant donné la répartition de cette forte apomorphie, on ne peut que postuler le parallélisme.

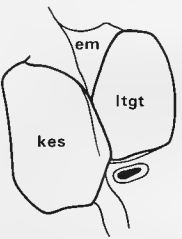


FIG. 1019. — Position du mésépimère chez *Rhipidita fusca* Edw. (Ditomyiidae).
em : mésépimère ; *kes* : katépisterne ; *ltgt* : latérotergite.

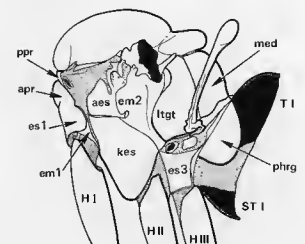
Enfin, TUOMIKOSKI cite comme apomorphe l'état du métépimère et du métépisterne des Lygistorrhinidae, particulièrement élevés, comme chez *Fenderomyia*. On notera sur la figure 1015 que les hanches sont très fortement convergentes, alors qu'elles ne le sont qu'au plus légèrement chez tous les autres Keroplatidae. On comprend aisément comment la déformation, après la préparation de certains exemplaires, peut-être immatures, provoquant le déplacement des hanches II-III vers l'avant, peut produire l'aspect figuré par SHAW, la base de la hanche II repoussant la partie ventrale du mésépimère sous le latérotergite, et au contraire la base de la hanche III tirant vers le bas la partie postérieure de la pleure métathoracique. Ces sclérites ne sont donc pas particulièrement élevés en réalité. Leurs modifications sont étudiées dans l'analyse des caractères (A.2.3).

Les pages précédentes me paraissent réfuter sans équivoque l'hypothèse de TUOMIKOSKI, selon laquelle les Lygistorrhinidae seraient plus étroitement apparentés aux Keroplatidae qu'à toute autre famille de Mycetophiloidea. Il demeure cependant à envisager le point le plus important de son analyse, à savoir l'étroite insertion de l'abdomen sur le thorax, caractère qui n'existe d'après lui que chez les Lygistorrhinidae, les Keroplatidae et les Mycetophilidae, ce qui l'a amené à ne rechercher les parentés des premiers que chez les deux derniers. On pourrait en effet envisager alors que ces trois familles forment ensemble un groupe monophylétique, et que le groupe-frère des Keroplatidae, ne pouvant être les Lygistorrhinidae, serait représenté par les Mycetophilidae.

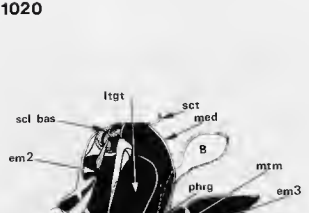
Si l'on examine l'insertion de l'abdomen sur le thorax chez un Sciaridae, on constate que celle-ci est très large, s'étendant de la base des hanches postérieures au médiotergite, lequel se termine ventralement bien au-dessus de la base des balanciers. Après dissection, on constate de plus que la partie postérieure du thorax se prolonge largement en doigt de gant dans la cavité abdominale (fig. 1020). Il n'en est rien chez les Mycetophilidae, les Keroplatidae et les Lygistorrhinidae, où le médiotergite est plus haut et forme un angle rentrant au niveau de l'insertion de l'abdomen ; par ailleurs la partie postérieure du thorax ne se prolonge pas en arrière dans la cavité abdominale (fig. 1021).

Ce problème de l'insertion thoraco-abdominale a été très peu étudié chez les Diptères, pour lesquels on ne dispose que du travail de YOUNG (1921). Celui-ci, malgré son titre (« Attachment of the abdomen to the thorax in Diptera »), se préoccupe surtout des deux derniers segments thoraciques et du préabdomen, sans accorder d'attention particulière à l'insertion thoraco-abdominale proprement dite. Les nombreuses figures données permettent néanmoins de se faire une idée de cette structure chez les Diptères. YOUNG représente un phragme, baptisé « phragme 2 », pénétrant dans l'abdomen chez les Nématocères des familles suivantes : Tipulidae, Dixidae, Psychodidae (chez lesquels ce phragme est particulièrement développé, se prolongeant jusque dans le deuxième segment abdo-

Source : MNHN, Paris



1020



1021

FIG. 1020-1021. — 1020, *Sciara sp.* (Sciaridae), thorax, hanches et premier segment abdominal (moitié gauche enlevée), vue latérale ; 1021, *Mycetophila fungorum* (de Geer) (Mycetophilidae), méso- et métathorax, premier segment abdominal, vue interne de la moitié droite.

aes : anépisterne ; *apr* : antépronotum ; *B* : balancier ; *em1, 2, 3* : épimères pro-, méso- et métathoraciques ; *fur 2, 3* : furcae méso- et métathoraciques ; *H I, II, III* : hanches I, II, III ; *kes* : katépisterne ; *Itgt* : latérotergite ; *med* : médiotergite ; *mtm* : métanotum ; *phrg* : phragme ; *ppr* : postpronotum ; *scl bas* : sclérites basalaires ; *St 1* : premier stigmate abdominal ; *stgp* : stigmate thoracique postérieur ; *T 1* : tergite abdominal 1.

minal), Chironomidae, Chaoboridae, Sciaridae, Cecidomyiidae, Bibionidae et Simuliidae. Ce phragme n'est pas figuré chez les Trichoceridae, les Culicidae, les Mycetophilidae (genre *Leia*) et les Orphnephilidae. Par contre, il est présent chez tous les Brachycères représentés sauf les Asilidae du genre *Leptogaster*, les Conopidae du genre *Myopa*, les Rhopalomeridae, les Micropezidae, les Sepsidae, les Diopsidae et les Hippoboscidae. Diptères dont on remarquera qu'à l'exception de la dernière famille ils sont tous remarquables par leur abdomen pétiolé.

J'ai recherché si le phragme était bien absent chez les familles de Nématocères pour lesquelles YOUNG ne les représentait pas. Il existe en fait chez *Trichocera*, où il se trouve placé dans le plan vertical, tout en étant bien développé. Il se divise nettement en un phragme mésothoracique impair, médian, profondément encoché sur la ligne médiane, et deux phragmes métathoraciques recouvrant partiellement, de chaque côté, le phragme mésothoracique (fig. 1022). L'insertion abdominale est relativement large, puisqu'elle s'étend de la base des hanches à celle des balanciers. On observe une structure analogue chez *Culex*, où toutefois les phragmes méso- et métathoraciques se recouvrent davantage et sont réunis dorsalement à la marge interne (fig. 1023). L'insertion abdominale est large ici aussi, s'étendant de la base des balanciers au mèron métathoracique.

On sait depuis CHABRIER (1822) que le phragme postérieur des Diptères porte les puissants faisceaux des muscles dorsolongitudinaux qui assurent indirectement l'abaissement des ailes au cours du vol. Cette structure est donc particulièrement importante, mais il semble que son évolution n'ait guère été suivie. Les mécanismes du vol des Diptères ont surtout été étudiés chez les Diptères supérieurs et les chercheurs intéressés ont considéré l'existence du phragme postérieur comme allant de soi, tandis que les morphologistes ne paraissent pas s'être attardés sur son origine.

Ce problème mériterait à lui seul une monographie que je ne peux me permettre d'entreprendre. J'ai néanmoins procédé à quelques sondages dans le but de comprendre la formation du phragme proéminent des Sciaridae. On a vu plus haut que chez les Trichoceridae et les Culicidae, à phragme non saillant, la nature double de ce phragme postérieur était évidente

Source : MNHN, Paris

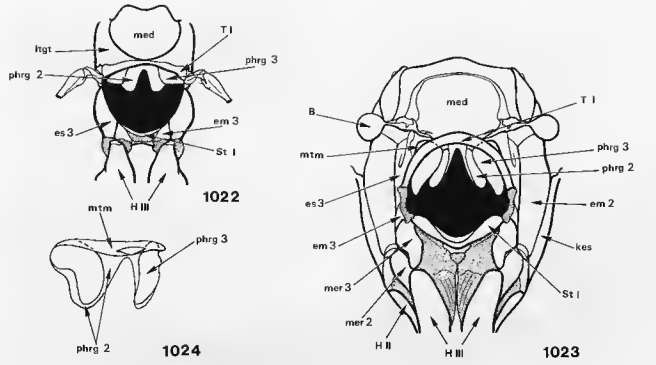


FIG. 1022-1024. — 1022 , *Trichocera regelationis* (L.) (Trichoceridae), thorax et premier segment abdominal, vue caudale ; 1023, *Culex pipiens* (L.) (Culicidae), d' ; 1024, *Limonia nubeculosa* Meig. (Limoniidae), métanotum et phragme postérieur, vue paracaudale.

B : balancier ; *em 2, 3*, épimères méso- et métathoraciques ; *H, II, III* : hanches II, III ; *ltgt* : latérotergite ; *mer 2, 3* : mérons méso- et métathoraciques ; *mtm* : métanotum ; *phrg 2, 3* : phragmes méso- et métathoraciques ; *St I* : sternite abdominal I ; *T I* : tergite abdominal I.

(fig. 1022-1023). Il en va de même chez les Limoniidae, où le phragme postérieur fait saillie dans la cavité abdominale comme chez les Sciaridae. Chez *Dicranomyia* comme chez *Limonia*, le phragme mésothoracique forme une large lame sur laquelle vient s'appliquer, postérieurement, la lame plus étroite, mais arrondie du phragme métathoracique (fig. 1024, 1025-1026). Les muscles dorsolongitudinaux s'insèrent en grande partie sur le médiotergite, mais des faisceaux s'attachent à la face antérieure de l'ensemble phragmal, et donc sur sa partie mésothoracique. Chez les Sciaridae, le phragme postérieur est unique et porte la majorité (quatre sur cinq) des faisceaux musculaires dorsolongitudinaux. Le phragme est également unique chez les Bibionidae et tous les Brachycères examinés. Au contraire, chez les Mycetophilidae, si le phragme est bien unique, il est de petite taille et ne porte les insertions que de deux sur cinq des muscles dorsolongitudinaux.

Bien qu'étant loin d'avoir étudié la formation du phragme postérieur des Diptères de façon exhaustive, je crois pouvoir d'ores et déjà émettre une hypothèse à son sujet. Si l'on examine le thorax d'un Mécoptère, on constate qu'il existe dorsalement deux petits phragmes, méso- et métathoracique, largement éloignés l'un de l'autre (fig. 1027). Il est aisé de comprendre comment, à partir de cette disposition initiale, la réduction du métathorax, concomitante à l'agrandissement du mésothorax et à l'abaissement du médiotergite en position oblique, voire verticale, ont pu amener les deux phragmes à proximité l'un de l'autre. Ce rapprochement, déjà prononcé, peut s'observer chez *Trichocera* et chez *Culex*, un début de fusion des deux phragmes existant déjà chez ce dernier. Le morphocline se poursuit par l'accolement des deux phragmes, comme on peut le constater chez les Limoniidae. Enfin, à partir des Bibionidae, ne demeurera plus qu'un phragme que l'on peut à bon droit considérer comme étant le résultat de la fusion des phragmes méso- et métathoracique. Cette double origine du phragme postérieur des Diptères n'a été mentionnée, à ma connaissance,

Source : MNHN, Paris

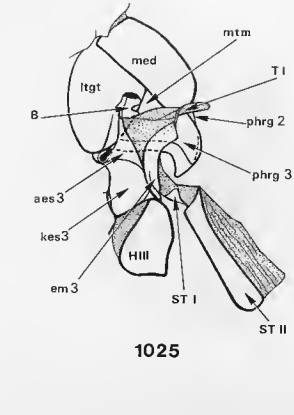


FIG. 1025-1026. — Partie postérieure du thorax et premiers segments abdominaux de *Dicranomyia sp.* (Limonidae) (tergite abdominal II enlevé) : 1025, vue latérale ; 1026, vue dorsale.

que par quelques lignes de COLLESS & MCALPINE (1970), qui ne l'ont pas argumentée. L'extension des phragmes mésothoracique et métathoracique semble bien représenter une autapomorphie des Diptères, liée au rôle prépondérant du mésothorax dans la fonction du vol et à la nécessité fonctionnelle de disposer d'une large insertion pour les puissants muscles dorsolongitudinaux assurant une partie de cette fonction. Quant à la fusion des deux phragmes, elle représente peut-être (sous réserve de vérification dans tous les groupes) une autapomorphie de l'ensemble Bibionomorpha + Brachycera.

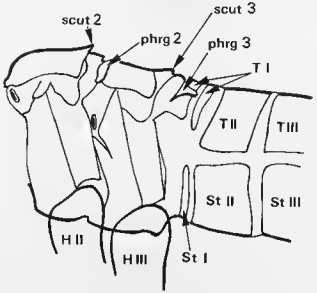


FIG. 1027. — Vue interne du thorax et des premiers segments abdominaux de *Panorpa nuptialis* Gerst. (Mecoptera).
H II, III ; hanches II, III ; *phrg 2, 3* : phragmes méso- et métathoraciques ; *scut 2, 3* : scutellum méso- et métathoraciques ; *St I, II, III* : sternites abdominaux I, II, III ; *T I, II, III* : tergites abdominaux I, II, III.
D'après Ferris & Rees (1939), simplifié et mod.

Il convient maintenant de scinder « le » caractère mis en évidence par TUOMIKOSKI pour réunir Lygistorrhinidae, Keroplatidae et Mycetophilidae. En effet, il faut distinguer d'une part la largeur de la base de l'abdomen, d'autre part la position du phragme, saillant ou non dans la cavité abdominale, puisque chez les Trichoceridae et les Culicidae, à insertion thoraco-abdominale large, le phragme n'est pas saillant ; ces caractères ne sont pas corrélés. Tous les Mécoptères et la plupart des Diptères présentent une large insertion de l'abdomen sur le thorax ; il s'agit ici sans nul doute de l'état plésiomorphe. Chez les Nématocères, le cas des Lygistorrhinidae, des Keroplatidae et des Mycetophilidae correspond donc vraisemblablement à une apomorphie, comme l'avance Tuomikoski. Cette réduction de l'insertion thoraco-abdominale, qui

Source : MNHN, Paris

ne se présente chez les Nématocères que dans la superfamille des Mycetophiloidea, s'est par contre produite indépendamment à de nombreuses reprises chez les Brachycères. On verra plus loin que le parallélisme sera postulé également pour les Mycetophiloidea. On a dit plus haut que l'extension des phragmes thoraciques représentait une autapomorphie des Diptères par rapport aux autres Mécoptéroïdes. Il s'agit donc d'une plésiomorphie à l'intérieur de l'ordre lui-même.

À partir de l'état primitif de deux phragmes rapprochés, puis accolés, il semble que deux possibilités principales se soient présentées. La première est que l'ensemble phragmal se soit développé en arrière pour pénétrer en doigt de gant au moins jusque dans le premier segment abdominal, parfois plus loin (Psychodidae). La deuxième est que les deux phragmes aient progressivement fusionné sans expansion postérieure, comme c'est le cas chez les Trichoceridae et les Culicidae. Cette deuxième possibilité peut être considérée comme plus plésiomorphe que la première, ne serait-ce que parce que (jusqu'à plus ample informé) la fusion totale des deux phragmes ne se réalise pas.

En ce qui concerne l'insertion thoraco-abdominale proprement dite, on peut penser que, dans les groupes où elle est étroite, il y a eu réduction de la métapleure, entraînant un déplacement vers la base de l'arceau métanotal, sur lequel s'insère la membrane thoraco-abdominale, dégageant ainsi en quelque sorte le médiotergite (dont je rappelle qu'il est d'origine mésothoracique) de cette membrane. Cette réduction de la hauteur de la pleure peut être attribuée au développement des latérotergites. Chez les Sciaridae, ceux-ci sont encore petits et la métapleure a conservé sa hauteur primitive. Chez les Keroplatidae et les Mycetophilidae, le développement des latérotergites aurait pu repousser la métapleure, et avec elle le métanotum, écrasant métépimère et métépisterne entre les latérotergites et les bases coxales. Il faudrait cependant imaginer un mécanisme différent pour les Lygistorrhinidae : les latérotergites y sont excessivement bien développés tandis que la métapleure est aussi haute que celle des Sciaridae. Par contre, les pleurites métathoraciques se prolongent ventralement bien au-dessous du bord ventral du mésokatépisterne, tandis que les hanches III sont particulièrement courtes (fig. 1017). *Palaeognoriste* ne montre pas ce raccourcissement des hanches (fig. 1018) ; comme les latérotergites y sont nettement moins développés, on peut se demander si la poussée des latérotergites ne se serait pas exercée aux dépens des hanches, au lieu d'empiéter sur la métapleure.

Quoi qu'il en soit, les principaux caractères sélectionnés par TUOMIKOSKI ne nous sont guère utiles. En effet, contrairement à ses assertions, les Bolitophilidae, les Ditomyiidae et les Diadocidiidae ont une insertion thoraco-abdominale intermédiaire entre celle des Sciaridae et celle des Mycetophilidae, mais nettement plus proche de celle de ces derniers. Quant aux latérotergites, leur état est variable chez les Keroplatidae, et en particulier ils ne sont pas plus développés chez *Arachnocampa* que chez les Sciaridae. J'estime donc que les conclusions de TUOMIKOSKI sont réfutées par une analyse plus détaillée des caractères, et portant sur davantage de taxa qu'il n'en a examiné.

LE PROBLÈME DU GROUPE-FRÈRE DES KEROPLATIDAE

La plus grande incertitude règne actuellement quant au groupe de Mycetophiloidea à considérer comme le plus étroitement apparenté aux Keroplatidae. Selon les auteurs, ce sont :

* Les Diadocidiidae + les Mycetobiidae (MEUNIER, 1904).
* Les Diadocidiidae + Mycetobiidae + Bolitophilidae + Pachyneuridae (ENDERLEIN, 1911).
* Les Mycetophilidae + les Sciaridae (MALLOCH, 1917).
* Les Ditomyiidae (FISHER, 1937 ; SHAW, 1948b ; SHAW & SHAW, 1951).
* Les Mycetobiidae, puis les Ditomyiidae (ROHDENDORF, 1946, 1964).
* Les Diadocidiidae (FISHER *in* SHAW & SHAW, 1951).
* Les Lygistorrhinidae (en tant que membres des Keroplatidae), puis les Mycetophilidae (TUOMIKOSKI, 1966c).

Source : MNHN, Paris

L'appartenance des Mycetobiidae aux Mycetophiloidea peut être tenue à l'heure actuelle comme définitivement réfutée, l'unanimité s'étant faite sur leur position dans les Anisopodoidea, au sein desquels, selon les auteurs, ils ont rang de famille distincte ou de sous-famille des Anisopodidae (EDWARDS, 1916, 1926 ; EDWARDS & KEILIN, 1928 ; HENNIG, 1954 ; TUOMIKOSKI, 1961 ; BAYLAC & MATILE, 1988). Les Pachyneuridae sont également hors de question : dans les Bibionomorpha, ils ont rang soit de section (HENNIG, 1973), soit de superfamille (MCALPINE *et al.*, 1981). Nous venons aussi de réfuter l'hypothèse de proche parenté émise par TUOMIKOSKI entre Lygistorrhinidae et Keroplatidae. Si nous éliminons ces trois familles, il reste comme groupe-frère éventuel des Keroplatidae :

1° Les Diadocidiidae (MEUNIER, 1904 ; FISHER *in* SHAW & SHAW, 1951).

2° Les Diadocidiidae + les Bolitophilidae (ENDERLEIN, 1911).

3° Les Mycetophilidae + les Sciaridae (MALLOCH, 1917).

4° Les Ditomyiidae (ROHDENDORF, 1946, 1964, avec ensuite les Pleciofungivoridae ; SHAW, 1948b ; SHAW & SHAW, 1951).

5° Les Mycetophilidae (TUOMIKOSKI, 1966c).

Les deux premières hypothèses, celles de MEUNIER et d'ENDERLEIN, comme les deux hypothèses de FISHER, ne sont malheureusement pas argumentées, ces auteurs ne citant pas les caractères sur lesquels ils se sont basés pour les émettre. En ce qui concerne celle de MALLOCH, elle est uniquement fondée sur le fait que le Mycetophilidae *Speolepta*, à larve propneustique, représente pour lui une forme de liaison entre les Keroplatidae, apneustiques, et les Mycetophilidae et les Sciaridae, péripneustiques. Toute question de la valeur des « formes intermédiaires » en phylogénie mise à part, l'argumentation de MALLOCH ne peut tenir, puisque les larves de Ditomyiidae et de Bolitophilidae sont elles aussi péripneustiques. S'il avait connu celles des Diadocidiidae, MALLOCH n'aurait pas manqué de les situer à proximité de *Speolepta*, puisqu'elles sont également propneustiques.

Quant à l'hypothèse selon laquelle les Ditomyiidae représentent le groupe-frère des Keroplatidae, SHAW et SHAW & SHAW la basent sur le genre *Apemon* (= *Platyura*), dont les sclérites pleuraux sont plus proches de ceux des Ditomyiidae des genres *Centrocnemis* (= *Australosymmerus*), *Symmerus* et *Nervijuncta* : mésépimère large comme chez *Centrocnemis*, fissure anépisternale très distincte comme chez *Symmerus* et *Nervijuncta*, chez lesquels le katépisterne semble en outre avoir un lobe dorsal s'étendant à la base de l'aile. Les auteurs classent donc *Apemon* entre les Ditomyiidae et les autres Keroplatidae. Ils font remarquer de plus que sur le plan de la nervation alaire, *Apemon* est intermédiaire entre *Palaeoplatyura* et *Platyura* (= *Orfelia*). En effet, la base de la médiane y est distincte, dans la cellule basale, comme chez *Palaeoplatyura*, tandis qu'il existe une fusion radiomédiane comme chez « *Platyura* ». SHAW & SHAW ajoutent aussi qu'il existe chez *Apemon* un aplatissement dorsoventral du thorax comme chez *Proceroplatus* et « *Platyura* ».

Le mésépimère large représente un état plésiomorphe (voir p. 411) du genre *Australosymmerus*, état que ne montrent d'ailleurs pas *Symmerus* et *Nervijuncta*, chez lesquels, au contraire, ce sclérite est particulièrement réduit ventralement. La présence d'une fissure anépisternale est considérée par SHAW & SHAW eux-mêmes comme un caractère primitif, ce qui est très vraisemblable étant donné sa large répartition chez les Diptères, mais on verra plus loin (p. 408) qu'il est logique de penser que plus cette fissure est longue, plus elle est apomorphe. L'existence de la base de M est de toute évidence plésiomorphe (*cf.* p. 438). La présence de la fusion radiomédiane, au contraire, est une synapomorphie des Macrocerinae et des Keroplatinae.

La relation de parenté Ditomyiidae-Pleciofungivoridae de Rohdendorf repose sur une symplésiomorphie : la longueur et la position basale de R4, et la relation de groupe-frère postulée ensuite entre ce groupe et les Keroplatidae-Mycetobiidae est également fondée sur la présence de cette nervure, qui ne peut être que plésiomorphe.

On voit donc que, quand elles sont argumentées, toutes les hypothèses liant les Keroplatidae aux Bolitophilidae, aux Ditomyiidae ou aux Diadocidiidae, pris ensemble ou séparément, reposent sur des symplésiomorphies, ou sur des caractères présents dans un genre ou deux et non dans les autres, et donc sur des convergences, ou au plus des tendances évolutives.

En ce qui concerne TUOMIKOSKI, il fonde un groupe présumé monophylétique comprenant les

Source : MNHN, Paris

Keroplatidae (y compris les Lygistorrhinidae) et les Mycetophilidae sur les principaux caractères suivants : insertion thoraco-abdominale étroite, médiotergite fortement convexe et latérotergites fortement saillants. Selon lui, tous les autres Mycetophiloidea ont l'insertion abdominale plus large, le médiotergite plus vertical et les latérotergites moins saillants. Ces états de caractères paraissent bien en effet apomorphes, mais nous avons vu que l'insertion abdominale était soumise à des variations clinales ; il en va de même pour le médiotergite et les latérotergites. Ils ne peuvent donc être retenus pour une hypothèse de phylogénie rassemblant Keroplatidae, Lygistorrhinidae et Mycetophilidae.

Une telle hypothèse se heurte d'ailleurs à l'opinion de HENNIG (1954), selon laquelle Sciaridae et Mycetophilidae sont étroitement apparentés entre eux et avec les Bolitophilidae (*cf.* p. 364). Cette opinion est fondée sur le déplacement de la transverse basale (tb), longitudinalisée et prenant la place de la base du secteur médian, avec migration concomitante de la transverse antérieure (ta) vers la base de l'aile. Pour HENNIG, il faut y ajouter la réduction de la nervure anale, mais ce caractère est variable chez les Mycetophiloidea. La nervation alaire des Sciaridae peut très aisément être dérivée de celle des Mycetophilidae par la poursuite des processus de longitudinalisation des transverses antérieure et basale, et de basalisation de l'embranchement tb-Cu (*cf.* p. 430). De même, les larves de Sciaridae sont très proches de celles des Mycetophilidae, dont elles ne diffèrent guère que par des degrés de sclérification au niveau des ponts tentorial et hypostomien, et par le moins grand développement des spinules ambulatoires abdominales.

Si l'on prend en compte le caractère de l'insertion thoraco-abdominale, nous sommes donc en présence d'une contradiction profonde, qui explique sans doute pourquoi les Sciaridae n'ont jamais été classés de façon satisfaisante dans le système des Mycetophiloidea. Ou bien ils sont étroitement apparentés aux Mycetophilidae comme l'indiquent leur nervation alaire et leur morphologie larvaire, ou bien ils n'en sont que des parents éloignés en raison de la plésiomorphie de leur insertion abdominale. Dans le premier cas, la brièveté de leurs hanches est un phénomène secondaire (c'est l'opinion de HENNIG), et il faut supposer que l'insertion de l'abdomen sur le thorax montre une régression, ou que cet état de caractère chez les autres Mycetophiloidea est apparu après la séparation des principales souches, auquel cas nous aurions affaire à des parallélismes. Le deuxième cas implique que la basalisation et la longitudinalisation des transverses antérieure et basale, par capture de la transverse médiocubitale, se sont chacune produite au moins deux fois chez les Mycetophiloidea.

L'élucidation des relations de parenté entre les différentes familles de Mycetophiloidea passe sans doute par une étude de ces familles aussi attentive que celle menée ici sur les Keroplatidae. À titre d'hypothèse de départ, et sous toutes réserves, je propose cependant dès aujourd'hui un cladogramme de ces familles (fig. 1028). Dans ce cladogramme, les Ditomyiidae sont considérés *a priori* comme un groupe monophylétique frère de toutes les autres familles de Mycetophiloidea. Rappelons toutefois que MUNROE (1974) pense que les Ditomyiidae pourraient être paraphylétiques ou polyphylétiques. En effet, comme on le voit sur le cladogramme, la famille n'est pour le moment caractérisée que par des symplésiomorphies. Mon collègue D. DE SOUZA AMORIM en étudie actuellement la phylogénie, et il convient d'attendre ses conclusions sur ce point.

Les Mycetophiloidea moins les Ditomyiidae sont considérés comme monophylétiques sur la base de quatre synapomorphies : chez l'imago la réduction, voire la disparition, de la nervure R4 (fig. 1028, 1), chez les larves l'extension de l'apotome clypéofrontal, la réduction des palpes maxillaires et la perte du stigmate abdominal VIII (**2, 3, 4**) [54]. On pourrait sans doute ajouter à ces synapomorphies la réduction des cornes thoraciques nymphales, bien développées chez les Ditomyiidae et les Bibionidae, comme chez la plupart des autres Nématocères.

Une relation de groupe-frère est postulée entre les Diadocidiidae et les Keroplatidae en raison de la fermeture ou de la disparition des stigmates abdominaux larvaires (**6**) chez ces deux familles (l'état analogue du Mycetophilidae *Speolepta* étant attribué à la convergence).

54. Ce dernier caractère a déjà été cité par STEFFAN (1981) comme indiquant que les Sciaridae représentent le groupe-frère d'une partie des Mycetophiloidea, plutôt que des Cecidomyiidae.

Source : MNHN, Paris

L'ensemble Diadocidiidae + Keroplatidae s'oppose à un groupe-frère formé des Bolitophilidae, des Mycetophilidae, des Lygistorrhinidae et des Sciaridae, dont la monophylie est indiquée par la longitudinalisation de la transverse basale (**5**), comme l'a suggéré HENNIG. Ce groupe est aussi caractérisé par deux tendances évolutives : la réduction de la transverse médiocubitale chez la plupart des Bolitophilidae, ou sa disparition chez quelques-uns d'entre eux, et tous les représentants des trois autres familles ; l'apparition d'une mandibule larvaire très particulière chez les Bolitophilidae et tous les Mycetophilidae, où cette pièce devient aplatie, dentée sur toute sa marge interne et munie en outre de rangées de dents accessoires (*cf.* fig. 1002).

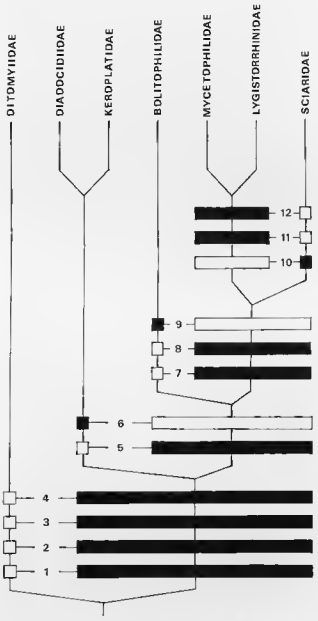


FIG. 1028. — Hypothèse de phylogénie des familles de Mycetophiloidea (explications dans le texte).

La monophylie des Bolitophilidae est basée notamment sur le développement des antennes larvaires (**9**). Ce caractère a été longtemps considéré comme une forte plésiomorphie ; en fait, il est certainement secondaire, comme le pense PLACHTER (1979b), puisque les antennes des larves de Bibionidae sont déjà réduites.

Enfin, l'ensemble formé par les Mycetophilidae, les Lygistorrhinidae et les Sciaridae est considéré comme monophylétique en raison de la disparition dans ces trois familles de la transverse médiocubitale (**7**) et de la longitudinalisation de la transverse antérieure (**8**). Les Lygistorrhinidae partagent avec les Mycetophilidae le développement des latérotergites (**11**) et l'étroite insertion thoraco-abdominale (**12**), comme on l'a déjà vu, et sont donc plus étroitement apparentés á eux qu'aux Sciaridae. Ces derniers sont notamment caractérisés par la présence d'un pont oculaire imaginal (**10**), secondairement absent chez les espéces brachyptéres ou aptéres.

Cette hypothèse de parenté demande de toute évidence á être sérieusement étayée : elle n'est proposée ici qu'à titre de réflexion, car elle suppose de nombreux phénoménes de développement paralléle. Des recherches sur ce théme seront entreprises à l'avenir, mais elles dépassent le niveau hiérarchique assigné á la présente monographie.

ANALYSE DES CARACTÈRES ET TENDANCES ÉVOLUTIVES

Les Parties morphologique et systématique de la présente monographie ont mis en évidence un grand nombre de caractéres propres aux différents genres de Macrocerinae et de Keroplatinae *Keroplatini*, ainsi qu'aux *Arachnocampa*. Parmi ces dizaines de caractéres, beaucoup n'ont pu

Source : MNHN, Paris

être polarisés avec certitude, et l'analyse suivante ne porte bien entendu que sur ceux dont les états plésiomorphes et apomorphes ont pu être déterminés suivant les critères mentionnés dans l'introduction à cette Partie.

Il a été largement fait appel ici à la morphologie des Keroplatinae *Orfeliini* et aux autres familles de Mycetophiloidea. Considérant avec HENNIG (1973), que les Scatopsoidea (Scatopsidae + Canthyloscelidae) sont le groupe-frère plésiomorphe de l'ensemble Mycetophiloidea + Cecidomyioidea, qui forment avec lui la section Mycetophiliformia, j'ai eu très souvent recours, pour les comparaisons hors-groupe, à la monographie de DE SOUZA AMORIM (1982a) sur les Scatopsidae. Dans cette thèse ronéotypée (en voie de traduction pour impression, DE SOUZA AMORIM, *comm. pers.*, 1986), l'auteur consacre de nombreuses pages à l'analyse phylogénétique des caractères de la famille, pages qui m'ont été fort précieuses. Cependant, j'ai souvent poussé mes investigations aux Diptères en général, voire aux Mécoptères. J'espère avoir ainsi pu dégager les principales tendances évolutives non seulement des Keroplatidae, mais aussi de l'ensemble de la superfamille des Mycetophiloidea.

A. IMAGO

A.1. TÊTE

A.1.1. FORAMEN MAGNUM

La position de cet orifice a été étudiée notamment grâce aux travaux de CRAMPTON (1942) et de HOYT (1952). Ils permettent de constater que chez les Neuroptères et les Mécoptères, le foramen magnum se trouve en position dorsale ou subdorsale. Il en va de même chez de nombreux groupes de Diptères Nématocères, tandis que chez les Brachycères Orthorraphes (Rhagionidae, fig. 1033, Asilidae, Bombyliidae, etc.), il est en position médiane. Je considère donc la position quasi-centrale du foramen magnum chez les Arachnocampinae (fig. 1034) comme une apomorphie.

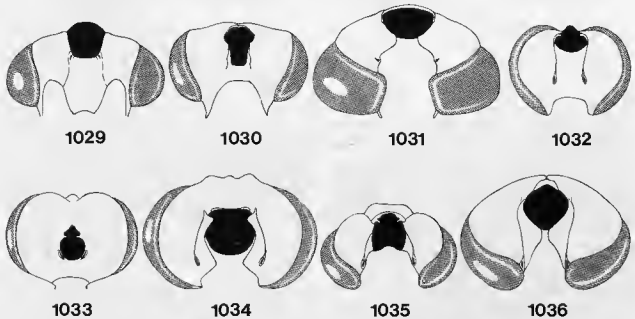


FIG. 1029-1036. — Position du foramen magnum, vue caudale de la tête : 1029, *Chrysopa* (Neuroptera) ; 1030, *Nannochorista* (Mecoptera) ; 1031, *Trichocera* (Diptera Trichoceridae) ; 1032, *Bibio* (Bibionidae) ; 1033, *Rhagio* (Rhagionidae) ; 1034, *Arachnocampa* (Keroplatidae) ; 1035, *Macrocera* (♂) ; 1036, *Keroplatus* (♂).
Fig. 1029-1033 d'après Hoyt (1952), mod.

Source : MNHN, Paris

A.1.2 Sclérite cérébral

J'ai déjà souligné à plusieurs reprises que la présence de ce sclérite chez les Macrocerinae était unique chez les Diptères et représentait une autapomorphie de cette sous-famille (Matile, 1973a, 1979a, 1981a). La Partie systématique du présent travail a montré aussi que ce sclérite pouvait être incomplet. En effet, chez *Paramacrocera* (fig. 371, 382) et chez *Vockerothia* (fig. 390), les sutures qui le délimitent sont effacées en avant. Il pourrait s'agir d'une régression, mais je ne le pense pas, car chez les Macrocerinae les ocelles sont toujours inclus dans ce sclérite. Or si l'on prolonge mentalement les sutures cérébrales de *Paramacrocera* ou de *Vockerothia*, elles aboutissent largement en arrière des ocelles. Le sclérite cérébral peut occuper une partie plus ou moins étendue de la tête, jusqu'à venir au contact des yeux (*Srilankana*, fig. 426, 1040), condition évidemment la plus évoluée. Ce morphocline est illustré figures 1037-1040. D'autre part quatre genres, *Srilankana*, *Kelneria*, *Microepimera* et *Robsonomyia*, montrent un sclérite cérébral non seulement complet, mais séparé du reste de la capsule céphalique par une aire membraneuse plus ou moins développée. Chez *Robsonomyia* (fig. 419-421, 1044), cette zone membraneuse s'étend même à presque toute la marge postérieure des yeux composés.

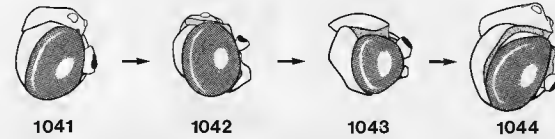


Fig. 1037-1044. — Morphocline du sclérite cérébral : 1037, *Keroplatus*; 1038, *Paramacrocera s. str.*; 1039, *Angazidzia*; 1040, *Srilankana*; 1041, *Chiasmoneura*; 1042, *Microepimera*; 1043, *Srilankana*; 1044, *Robsonomyia*.
Fig. 1037-1040, vue dorsale ; fig. 1041-1044, vue latérale.

La polarité de ce morphocline est donc particulièrement facile à déterminer. Il va d'un état plésiomorphe à sutures incomplètes, comme dans le genre *Paramacrocera*, à l'état le plus apomorphe tel qu'il est réalisé chez *Robsonomyia*, en passant par des étapes intermédiaires à sutures complètes, puis à zones membraneuses s'étendant progressivement vers l'arrière de la tête. Il est représenté figures 1041-1044. On notera quelques autres déviations du plan de base du sclérite cérébral, dont la plus remarquable est sa structure massive, haute, quadrangulaire, avec la face antérieure sillonnée transversalement, chez *Hesperodes* (fig. 329). Une telle structure ne se retrouve nulle part ailleurs chez les Macrocerinae.

La région cérébrale des Mycetophiloidea est généralement recouverte de microchètes, voire de macrochètes, et chez tous les Macrocerinae sauf *Chiasmoneura*, le sclérite cérébral est couvert de microchètes dont certains sont plus longs qu'aux marges antérieure et latérale. Celui de *Chiasmoneura* est entièrement dénudé (sauf quelques soies marginales dans le sous-genre *Synesostyla*), et cet état de caractère sera considéré comme une apomorphie.

Enfin, il existe un sillon cérébral très court chez *Chiasmoneurella*, long chez *Hesperodes*, *Paramacrocera*, *Kelneria*, *Robsonomyia* et *Srilankana*. Tuomikoski (1966a) a déjà fait remarquer que la présence d'un sillon en arrière de l'ocelle médian était de règle chez tous les Mycetophi-

Source : MNHN, Paris

lidae sauf les *Exechiini*, et a interprété l'état de ces derniers (proche de celui de *Chiasmoneura*) comme une apomorphie. Je partage cette opinion pour les Keroplatidae, en particulier en raison du fait que le genre *Kelneria* (fossile de l'ambre balte) possède un sillon complet, de même que les deux genres dont le sclérite cérébral n'est pas entier. L'absence de sillon, et la présence d'un sillon court, seront donc interprétés comme des apomorphies. On notera que ce sillon est indépendant de l'existence de l'ocelle médian, puisqu'il persiste chez *Srilankana*, qui a perdu ses ocelles.

A.1.3. Sclérite médiocellaire

On a noté la présence chez *Arachnocampa* d'un sclérite médiocellaire distinct (fig. 3, scl moc) qui n'existe nulle part ailleurs, à ma connaissance, chez les Diptères. D'après Snodgrass (1935), la vraie région frontale de la tête d'un Insecte se reconnaît au fait qu'elle porte l'ocelle médian (et les insertions des muscles labraux). L'aspect de cette région de la tête chez *Arachnocampa* rappelle celui des Mécoptères (voir p. ex. Matsuda, 1965, fig. 21) et de certains Hyménoptères (*cf.* Snodgrass, 1935, fig. 63), et l'on pourrait penser qu'il s'agit là d'un caractère plésiomorphe. Il existe cependant une différence importante entre ces cas et celui d'*Arachnocampa* : c'est que chez ce dernier le sclérite médiocellaire est séparé du « front » par une suture, tandis qu'il n'en est rien chez *Panorpa* ou *Pteronidea*, où le front proprement dit remonte sans interruption jusqu'au niveau des ocelles latéraux. Ce fait et celui de l'unicité de ce caractère chez les Diptères m'incitent à penser qu'il s'agit là d'une division secondaire, peut-être du même type que celle qui a abouti à la fragmentation de la région occipitale chez les Macrocerinae. Nous serions alors en présence d'une forte apomorphie.

A.1.4. Ocelles

Comme chez tous les Insectes, le nombre normal des ocelles des Diptères est de trois, le plus souvent disposés en triangle. Ces organes se sont perdus à plusieurs reprises chez les Nématocères comme chez les Brachycères (*cf.* Crampton, 1942 ; Hennig, 1973) ; c'est aussi le cas chez les Bibionomorpha. Chez les Cecidomyiidae, en effet, les ocelles sont présents chez la plupart des Lestremiinae, et absents chez tous les autres (Gagné, 1981b). Si les Lestremiinae forment bien un groupe monophylétique, la perte des ocelles s'est donc produite au moins deux fois chez les Cecidomyioidea. Quant aux Mycetophiloidea eux-mêmes, les ocelles sont absents chez *Celebesomyia* (Ditomyiidae), *Syndocosia* (Mycetophilidae Mycomyinae) et chez trois genres de Keroplatidae Macrocerinae : *Hesperodes, Srilankana* et *Vockerothia*.

Crampton (1942) a souligné que la présence ou l'absence des ocelles était un caractère d'importance phylogénétique considérable chez les Nématocères, mais moins significatif chez les Brachycères (perte liée au sexe ou au mode de vie). En ce qui concerne les Mycetophiloidea, je crois que la perte des ocelles est une forte apomorphie, mais dont l'expérience montre qu'elle fait partie des tendances évolutives de la superfamille (quoiqu'elle ne se soit exprimée que rarement).

Si le nombre normal des ocelles est de trois, il est très courant aussi chez les Diptères que l'ocelle médian se réduise, puis disparaisse. Chez les Mycetophiloidea, on observe ce cas chez tous les Mycetophilidae Mycomyinae, beaucoup de Mycetophilinae et de Leiinae, les Sciophilinae du genre *Cluzobra* et enfin quelques genres de Keroplatidae. Ce sont *Placoceratias* et quelques *Keroplatus* chez les *Keroplatini, Tylparua, Rofelia, Neoditomyia, Platyceridion* et un genre tropical inédit chez les *Orfeliini*. Tous ces genres biocellés ont de toute évidence des affinités étroites avec des genres ayant conservé leurs trois ocelles, et la présence des deux cas chez *Keroplatus* démontre que la perte de l'ocelle médian est une tendance relativement commune chez les Mycetophiloidea. Quant à sa réduction, elle est encore plus répandue. Il arrive également que tandis que l'ocelle médian disparaît, les ocelles externes eux-mêmes diminuent de taille ; c'est le cas chez certaines espèces du genre *Euceroplatus*.

Si de toute évidence le nombre primitif d'ocelles est de trois, de taille égale et disposés en triangle, il faut signaler deux autres morphoclines qui s'ajoutent à la réduction ou à la perte des ocelles. Le premier est le déplacement des ocelles latéraux vers les marges oculaires, déplacement qui peut amener ces ocelles au contact même des yeux. C'est le cas des *Keroplatini* du genre

Source : MNHN, Paris

Mallochinus, de quelques Mycetophilidae Gnoristinae, de beaucoup de Leiinae et de tous les Mycetophilinae. On considérera donc ici que plus les ocelles latéraux sont proches de la marge oculaire, plus cet état est apomorphe. Enfin, le deuxième morphocline concerne les calus ocellaires. Les Nématocères ocellés les plus primitifs, Blephariceridae et Deuterophlebiidae, les Scatopsoidea et les Bibionomorpha les moins évolués (Pachyneuroidea, Bibionoidea) possédant trois ocelles situés chacun sur un calus distinct, et pratiquement tous les Cyclorrhaphes ocellés ayant un calus commun, non séparé en trois par un sillon, je considère que la première condition est la plus plésiomorphe.

En résumé, en ce qui concerne les ocelles, le plan de base des Diptères serait donc de trois ocelles de même taille, disposés en triangle et chacun sur son propre calus. Seront tenues comme apomorphes toutes les déviations de ce plan de base, à savoir :

* Ocelle médian réduit ou absent.
* Ocelles latéraux réduits.
* Ocelles latéraux proches de la marge oculaire.
* Calus ocellaire absent ou unique.
* Tous les ocelles absents.

A.1.5. Yeux composés

Si l'on consulte les auteurs qui se sont intéressés à la morphologie générale des yeux composés des Diptères, comme Lameere (1936), Crampton (1942), Hennig (1973) et McAlpine (1981), il semble que le plan de base des yeux dans cet ordre soit le suivant : arrondis, dénudés, occupant la majeure partie de la face latérale de la tête, mais ne s'étendant pas à ses faces dorsale et ventrale, dichoptiques, de teinte foncée, à ommatidies de grande taille et toutes semblables.

D'après Vockeroth (1981), les yeux sont généralement densément pileux chez les Mycetophiloidea ; sur ce point, ils s'écartent donc du plan de base des Diptères. Par ailleurs, il faut noter la tendance de divers Mycetophiloidea à former un pont oculaire dorsal. Celui-ci est complet chez tous les Sciaridae (sauf régression liée à l'aptérisme) ainsi que chez certains Mycetophilidae de la tribu des *Manotini* (*Paramanota* Tuomikoski, 1966b) ; certains Ditomyiidae possèdent un pont oculaire incomplet. Cette tendance évolutive est partagée par les Cecidomyiidae et les Scatopsidae (d'après De Souza Amorim, 1982a, l'absence de pont oculaire chez certains des genres de cette dernière famille est une régression). Il semble peu douteux que la présence d'un pont oculaire soit une apomorphie (*cf.* Lameere, 1906), et sa répartition chez les Nématocères indique que ce caractère est apparu à plusieurs reprises ; c'est d'ailleurs l'opinion indirectement exprimée par Lameere. Aucun Keroplatidae connu ne présente de pont oculaire.

Par contre, l'étude des illustrations du présent travail montre que les yeux composés de tous les Keroplatidae débordent au moins quelque peu sur la face ventrale de la tête, et sont donc apomorphes sur ce point ; cette partie ventrale est particulièrement développée chez *Duretina* (fig. 511), ce qui représente un état plus fortement apomorphe. Les yeux composés peuvent aussi être plus ou moins profondément encochés au-dessus de l'insertion des antennes. Cet état de caractère est bien visible chez de nombreux *Keroplatini*, comme par exemple *Cerotelion* (fig. 438) ou *Mallochinus* (fig. 734) ; il est moins net chez la plupart des autres genres (*cf. Neoceroplatus*, fig. 753), ainsi que chez certains Macrocerinae (*Chiasmoneura* du sous-genre *Synesostyla*, *Chiasmoneurella*, etc.) et des *Orfeliini* tels qu'*Orfelia*. On ne peut guère douter de l'état apomorphe que représente l'échancrure oculaire puisque, comme l'a fait remarquer Munroe (1974), l'absence d'échancrure est la plus largement répandue chez les Nématocères les plus variés. Cependant, d'une part ce caractère est de nature clinale, d'autre part il semble bien être apparu à plusieurs reprises chez les Keroplatidae (mais une fois seulement chez les *Keroplatini*).

L'agrandissement des yeux vers l'avant est naturellement corrélé avec la réduction de la largeur de la face. C'est le caractère « face étroite » qui a été utilisé dans les exposés phylogénétiques (voir plus loin), car c'est ainsi qu'il est exprimé dans les travaux taxinomiques usuels.

La variation de la longueur des soies oculaires est elle aussi de nature clinale, et difficile à mesurer chez les Keroplatidae, car à l'exception d'*Hesperodes* il n'y a pas chez eux d'yeux que l'on puisse qualifier de « densément pileux ». D'autre part, cet état n'a pas suffisamment été étudié dans les autres familles de Mycetophiloidea : je ne m'en suis donc pas servi. J'ai renoncé

Source : MNHN, Paris

aussi à utiliser le rapport face latérale des yeux/face latérale de l'occiput : lorsque les yeux occupent la plus grande partie de la tête, comme c'est le cas par exemple chez *Micrepimera* (fig. 412), je n'ai aucun moyen de déterminer s'il s'agit de l'état plésiomorphe des yeux ou d'une régression (et donc d'une apomorphie) de la zone postérieure de la capsule céphalique, tendance évolutive qui s'est manifestée par exemple chez les *Manotini* (Mycetophilidae).

A.1.6. Front

Crampton (1942) a fait remarquer que pour qu'il soit homologue à celui des Insectes inférieurs, ce qu'on appelle le front chez les Diptères devrait être la région s'étendant de l'ocelle médian aux prétentorina. Cependant lui-même, comme la majorité des diptéristes (*cf.* Hennig, 1973, McAlpine, 1981), a préféré par commodité réserver le terme de « front » à la partie de la tête comprise entre l'ocelle médian (ou le sommet de la tête chez les formes sans ocelles) et les fosses antennaires, attribuant le nom de « face » à celle située entre les fosses antennaires et le clypéus et les prétentorina. Ces deux zones correspondent au *postfrons* et au *préfrons* de Crampton. L'état le plus simple du front des Mecopteroidea semble être une zone plane délimitée par sa position topographique et non par des sutures : c'est ainsi qu'il se présente chez les Mécoptères.

Chez les Diptères, le front est individualisé par des sutures ou sillons qui le délimitent. Son aspect le plus répandu chez les Nématocères est sans doute celui des Trichoceridae (*cf.* Crampton, 1942) : un sclérite plan, transverse, plus large que haut, prolongé en triangle entre les fosses antennaires. Il présente cet aspect chez la grande majorité des Bibionomorpha, où il peut être soulevé en deux calus latéraux et séparé en deux par un sillon médian rejoignant ou non la face. Nous considérerons donc comme des états apomorphes les déviations suivantes de son plan de base :

* Front plus haut que large.
* Présence de calus frontaux.
* Présence d'un sillon frontal.

Deux Macrocerinae présentent une structure qui s'écarte fortement du plan de base du front et de ses variations les plus habituelles : les genres *Hesperodes* et *Vockerothia*. Chez *Hesperodes*, les calus frontaux sont agrandis et soulevés de sorte que l'ensemble du front forme un gros bourrelet transverse, saillant, à peine déprimé sur la ligne médiane par le sillon frontal (fig. 329-330). Chez *Vockerothia* (fig. 390-392), le front est extraordinairement développé et se trouve en continuité avec le sclérite cérébral, qu'il semble avoir repoussé vers l'arrière, de sorte que de profil la tête paraît avoir deux sclérites cérébraux (fig. 391). Ce développement du front dans les deux genres ne se retrouve nulle part ailleurs à ma connaissance chez les Mycetophiloidea, et même les Nématocères. Il représente sans aucun doute une forte apomorphie.

Le front des Keroplatidae est le plus souvent dénudé. Il existe cependant des soies frontales chez quelques genres, ainsi que chez les *Orfelitini* du genre *Xenoplatyura*. La ciliation frontale se répartit de façon très variable dans le groupe. Le seul Macrocerinae à en posséder est *Hesperodes*, où il y a quelques cils frontaux ventraux ; cependant, un des exemplaires examinés en était dépourvu. En ce qui concerne les *Keroplatini*, *Nauarchia* possède une paire de petites soies submédianes ; *Paracerotelion* montre deux rangées de microchètes le long du tubercule frontal, de même que certaines espèces de *Placoceratias* (et les *Orfelitini* du genre *Xenoplatyura*). Chez l'espèce-type de *Setostylus*, et chez elle seulement, il existe deux rangées de soies latérales, le long des marges oculaires. *Tolletia* possède des soies dressées, dispersées sur les calus frontaux, et enfin le front de *Xenokeroplatus* porte des soies plus ou moins nombreuses suivant les espèces. La répartition des soies frontales dans tous ces genres, comme le fait qu'elles intéressent des parties différentes du sclérite, m'incitent à penser que la présence de soies frontales est plésiomorphe chez les Keroplatidae.

A.1.7. Face

Nous avons vu qu'il s'agissait ici du *prefrons* de Crampton. Si l'on prend encore comme groupes extérieurs plésiomorphes de comparaison les Mécoptères, les Tipulidae et les Trichoceridae, l'état plésiomorphe de la face paraît être celui d'une étroite bande transverse s'étendant d'une fosse tentoriale à l'autre au-dessous

Source : MNHN, Paris

des fosses antennaires et au-dessus du clypéus. Aucun des Keroplatidae examinés ne présente cet état primitif de la face.

La tendance la plus commune à s'être exprimée chez eux est le rétrécissement médian de la face pour loger le clypéus, et dont l'ultime aboutissement est la séparation complète de la face en deux sclérites latéraux séparés par le clypéus. La première étape de ce morphocline est bien visible par exemple chez *Macrocera* (fig. 6), la dernière chez *Arachnocampa* (fig. 1). Cet état « face encochée » se voit déjà chez le fossile éocène-oligocène *Kelneria*, où l'encoche est même très profonde (fig. 398). Il est donc facile de polariser cette série de transformations de l'encoche moyenne, laissant subsister une part notable du haut de la face, comme chez *Vockerothia* (fig. 392, 1045), ou encore *Rocetelion* (fig. 897) et *Tolletia* (fig. 967), à l'encoche très profonde où ne demeure qu'une très mince bandelette médiane, comme par exemple chez les *Paramacrocera* du sous-genre *Freemaniola* (fig. 381, 1046), jusqu'à la séparation complète de la face en deux parties. Ceci s'est produit notamment chez *Paramacrocera s. str.* (fig. 370, 1047) et *Nauarchia* (fig. 745, 1048). On remarquera que dans le premier cas ne subsistent de la face que les deux petits sclérites latéraux triangulaires, tandis que dans le deuxième les parties latérales sont bien conservées. L'étude de la répartition de ces différents états du caractère montre qu'il a dû souvent apparaître parmi les divers groupes.

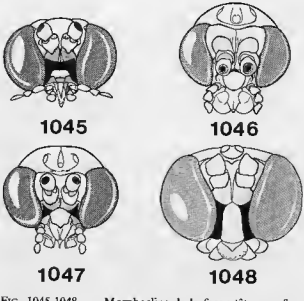


FIG. 1045-1048. — Morphocline de la face ; tête, vue frontale : 1045, *Vockerothia* ; 1046, *Paramacrocera* (*Freemaniola*) ; 1047, *Paramacrocera s. str.* ; 1048, *Nauarchia*. La face est représentée en noir, les zones membraneuses en pointillé.

Une autre possibilité d'évolution de la face est la membranisation, qui semble s'être produite par différentes voies, en s'intéressant au bord dorsal (*Euceroplatus*, fig. 508, 1049), au bord ventral (*Paracerotelion*, fig. 810, 1050), aux bords latéraux (*Hikanoptilon*, fig. 638, 1051), ou encore, plus exceptionnellement, à partir de la ligne médiane (*Platyroptilon collessi*, fig. 1052). La disparition totale du sclérite facial se réalise chez les *Platyroptilon* néotropicaux (fig. 843, 1053) et chez *Ctenoceridion s. str.* (fig. 491). Cette disparition est bien entendu l'état le plus évolué du morphocline. Une variation plus exceptionnelle de la désclérification faciale intéresse tout le périmètre de la face, qui se trouve ainsi séparée par de la membrane à la fois des marges oculaires et du clypéus. Ce cas ne se présente que chez les *Keroplatini* des genres *Neoceroplatus* (fig. 753) et *Xenokeroplatus* (fig. 977).

Enfin, au lieu de se réduire par membranisation ou envahissement du clypéus, la face peut diminuer par croissance antérieure des yeux composés ; elle prend ainsi l'aspect d'une étroite bande verticale. C'est le cas chez *Heteropterna s. str.* (fig. 542) et *Ctenoceridion* (*Gymnoceridion*) (fig. 504), et à un moindre degré chez *Placoceratias* (fig. 817) et *Setostylus* (fig. 913).

En résumé, on prendra comme état plésiomorphe de la face des Keroplatidae un sclérite transverse, plus large que haut, moyennement encoché pour le logement du clypéus. Les modifications possibles, et donc les apomorphies, seront les suivantes :

* Face fortement encochée, ou même coupée en deux.
* Face désclérifiée suivant diverses modalités.
* Face rétrécie entre les yeux composés.

Ajoutons que la face, normalement dénudée, peut exceptionnellement être ciliée (*Euceroplatus gressitti*). On ne connaît pas d'exemple de sclérite normalement dénudé et ayant acquis des soies, et la perte de ciliation est généralement tenue pour irréversible ; il faut donc interpréter la ciliation de la face comme une plésiomorphie, mais la rareté de ce caractère chez les Keroplatidae permet de se demander s'il ne s'agirait pas ici d'une exceptionnelle régression.

Source : MNHN, Paris

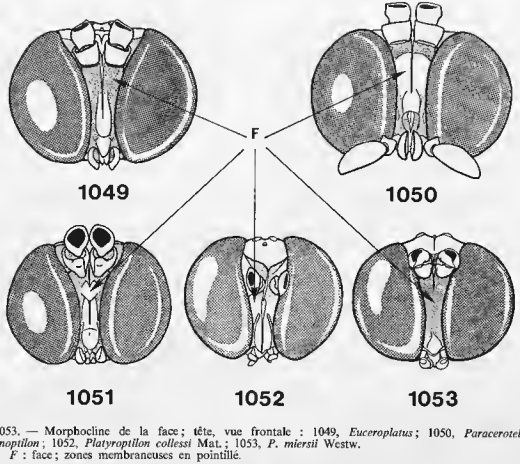


FIG. 1049-1053. — Morphocline de la face ; tête, vue frontale : 1049, *Euceroplatus* ; 1050, *Paracerotelion* ; 1051, *Hikanoptilon* ; 1052, *Platyroptilon collessi* Mat. ; 1053, *P. miersii* Westw.
F : face ; zones membraneuses en pointillé.

A.1.8. CLYPÉUS

MCALPINE (1981) met en doute l'existence chez les Mycetophiloidea d'une division du clypéus en antéclypéus et postclypéus, telle qu'elle a été illustrée par CRAMPTON (1942) chez le Mycetophilidae *Boletina*. Je ne partage pas cette opinion ; en effet, il existe bien chez *Boletina* une pièce apicale impaire, dorsale aux labelles, qui ne peut être que le labre. Dans ces conditions, les deux lobes ciliés et saillants qui surmontent le labre représentent soit un postclypéus et un antéclypéus comme le pense CRAMPTON, soit un clypéus unique auquel s'ajoute un lobe facial médian, comme l'a sans doute interprété MCALPINE. Les tendances évolutives mentionnées plus haut au sujet de la face des Keroplatidae me font sans hésitation préférer la première interprétation [55].

Une toute autre question est de savoir si l'antéclypéus et le postclypéus de CRAMPTON sont bien homologues de ceux des Insectes inférieurs. Chez la plupart des Orthorrhaphes, le clypéus est formé d'une plaque unique, et je pense plus vraisemblable que sa séparation en deux sclérites soit secondaire. Cette hypothèse semble corroborée par le fait que chez les Keroplatidae examinés, on rencontre des clypéus uniques (le cas le plus fréquent), puis indistinctement divisés transversalement (p. ex. chez *Cerotelion*, fig. 438, ou *Hikanoptilon*, fig. 1051), et enfin complètement séparés en deux sclérites (*Xenokeroplatus*, fig. 977). Deux états intermédiaires peuvent se rencontrer dans le même genre d'*Orfelliini*, *Plana-*

55. HUTSON, ACKLAND & KIDD (1980) ont eux aussi commis une erreur en figurant le labre de *Mycomya* (Mycetophilidae) comme un sclérite apiculé, alors que ce sclérite est constitué en réalité du clypéus et d'un labre dont seul dépasse l'apex.

Source : MNHN, Paris

rivora, où la séparation se fait dorsalement ou ventralement (fig. 1054-1055).

Il existe chez les Mycetophiloidea une très nette tendance à l'allongement du clypéus, qui peut ainsi participer à la formation d'une trompe allongée dans plusieurs genres. Cette tendance évolutive se manifeste notamment chez les Mycetophilidae Gnoristinae et chez les Lygistorrhinidae, mais elle est apparue aussi chez les Keroplatidae (*cf. ante*, p. 375, et aussi MATILE, 1976a, 1978a), où elle semble particulière aux *Orfeliini* du genre *Neoantlemon* (MATILE, 1981c). Elle ne se manifeste pas dans les groupes étudiés ici. Nous considérerons l'état plésiomorphe du clypéus comme un sclérite simple, cilié, peu encastré dans la face, et tiendrons pour apomorphies sa division plus ou moins prononcée dans le sens de la largeur et sa dénudation (de même que sa remontée vers le haut de la tête aux dépens de la face).

A.1.9. ANTENNES

Les antennes des Diptères comprennent normalement trois parties, le scape, le pédicelle et un flagelle pluriarticulé. Selon HENNIG (1973), le nombre primitif de flagellomères est de 14 chez les Nématocéres, de huit chez les Brachycéres les moins évolués, de trois chez les Asilomorpha et de quatre chez les Muscomorpha. Dans tout l'ordre des Diptéres, les antennes subissent de très nombreuses variations qui s'écartent de ce plan de base. La grande majorité des Mycetophiloidea conserve cependant le nombre habituel de 2+14 articles des Nématocéres.

A.1.9.1. Scape.

Le scape est généralement court chez les Diptères, bien qu'il puisse s'allonger chez certains Brachycéres. Il ne gagne jamais en longueur chez les Mycetophiloidea, où il conserve le plus souvent son état primitif, celui d'un anneau à peu prés de la taille du pédicelle. Chez les Keroplatidae, il peut cependant s'épaissir et devenir plus ou moins globuleux ; c'est le cas dans la plupart des genres de Macrocerinae, et tout particulièrement dans le genre *Macrocera* (fig. 6-9). Chez les Keroplatinae *Keroplatini*, il peut devenir discoïde et acquérir un bec ventral, comme chez *Keroplatus* (fig. 14-15), *Ctenoceridion s. str.* (fig. 491-492), etc. Ces états de caractére seront bien entendus considérés comme apomorphes.

A.1.9.2. Pédicelle.

Souvent globuleux chez les Nématocéres (Culicimorpha p. ex.), le pédicelle des Keroplatidae peut lui aussi s'aplatir et acquérir un bec ventral, comme le scape. Ce phénoméne se produit chez de nombreux *Keroplatini* comme *Duretina* (fig. 512), *Neoceroplatus* (fig. 754), *Placoceratias* (fig. 816), etc. Cette tendance évolutive n'est pas forcément liée au développement d'un bec scapal, et se rencontre aussi chez quelques *Orfeliini* (p. ex. *Tamborinea, cf.* MATILE, 1981c).

A.1.9.3. Flagelle.

Le flagelle antennaire des Keroplatidae subit de nombreuses variations dans le nombre des articles qui le composent, dans leur forme, leur ciliation et leur couleur.

Nombre. — La très grande majorité des Keroplatidae est conforme sur ce plan aux autres Mycetophiloidea. Les Arachnocampinae, les Macrocerinae et la plupart des Keroplatinae possédent en effet 14 flagellomères. Cependant, chez les Macrocerinae, *Micrepimera* a perdu son dernier flagellomére, tandis que les articles terminaux forment un angle avec le reste du flagelle (fig. 414) ; ce dernier état de caractére est unique chez les Mycetophiloidea. Chez les *Keroplatini*, *Duretina* n'a plus que 10 flagelloméres (fig. 513), tandis que chez *Platyroptilon* ce nombre varie de 14 à 10 selon les espèces (*cf.* p. 314 et fig. 885-896). De rares *Orfeliini* ont perdu un flagellomére (*Pseudoplatyura*, une espèce de *Monocentrota*) ou deux (*Antriadophila*). Les mâles du genre néo-calédonien *Dimorphelia* ont le nombre normal de 14 flagellomères, tandis que les femelles n'en ont que 12 ; il existe dans cette même île un genre inédit, connu seulement par des femelles à 10 flagellomères (*cf.* MATILE, 1988c) [56]. Le flagelle des Mycetophilidae *Exe-*

56. On notera qu'assez curieusement ces genres d'*Orfeliini* à flagelle réduit sont presque tous australasiens.

Source : MNHN, Paris

chiini du genre *Cordyla* peut aussi varier, selon les espèces, entre 9 et 13 flagellomères.

Forme. — Si l'on suit HENNIG, le plan de base des flagellomères est celui que l'on rencontre par exemple chez *Anisopus* (Anisopodidae), où ils sont cylindriques et un peu plus longs que larges ; c'est l'état le plus courant chez les Nématocères, et les Mycetophiloidea en particulier. Il existe cependant chez ces derniers de nombreuses déviations, et donc autant d'apomorphies :

* allongement ;
* raccourcissement ;
* épaississement ;
* aplatissement ;
* prolongation ventrale ;
* pectination ;
* apiculation du dernier flagellomère.

L'allongement des flagellomères se produit chez quelques Macrocerinae, et en particulier chez *Macrocera* (*cf.* p. 164, et aussi fig. 339-346), où le flagelle atteint parfois quatre à cinq fois la longueur du corps chez le mâle. Dans ce genre, cet allongement peut aussi affecter principalement les trois premiers flagellomères, qui constituent alors à eux seuls près des trois quarts de la longueur totale du flagelle. En règle générale, les antennes des femelles sont plus courtes. L'allongement des antennes paraît être une tendance évolutive particulière aux Macrocerinae, mais il affecte cependant le dernier flagellomère de certains *Platyroptilon* (*cf.* fig. 885-896).

Le raccourcissement des flagellomères est rare chez les Keroplatidae, mais il existe chez *Paramacrocera*, où le premier flagellomère est encore plus long que large, mais où les suivants sont monoliformes (fig. 372). Quelques Keroplatinae de la tribu des *Orfeliini* montrent également cette tendance, par exemple *Monocentrota*, *Pyratula*, qui existe aussi chez les Mycetophilidae *Exechiini* comme *Brevicornu* et surtout *Cordyla*.

L'épaississement affecte la base du flagelle de certains *Macrocera* et se présente aussi chez des *Orfeliini* et des Mycetophilidae *Exechiini*.

L'aplatissement des flagellomères, qui deviennent des sortes de lames quadrangulaires, existe chez de rares *Orfeliini* (*Taulyrpa*, certains *Orfelia*). Chez les *Keroplatini*, cet aplatissement s'accompagne obligatoirement d'une croissance vers le bas de la partie ventrale de chaque flagellomère, sauf chez *Xenokeroplatus*, où les deux derniers flagellomères demeurent seulement aplatis (fig. 979). Tous les autres *Keroplatini* montrent ce prolongement ventral, généralement accompagné d'une expansion dorsale moins prononcée (*cf.* fig. 16c), si caractéristique et déjà remarquée par RÉAUMUR et BOSC.

Le morphocline article aplati — article élargi vers le bas se poursuit par la pectination du flagellomère. Ce caractère spectaculaire est apparu à plusieurs reprises chez les Mycetophiloidea : Ditomyiidae, Keroplatidae, Mycetophilidae Gnoristinae (*cf.* MATILE, 1981c). Chez les Keroplatidae, il existe des antennes pectinées dans cinq genres de *Keroplatini* : *Platyroptilon*, *Ctenoceridion*, *Tolletia*, *Duretina* et *Hikanoptilon*, ainsi que chez deux genres d'*Orfeliini* : *Platyceridion* et *Tamborinea*. Il s'agit donc d'une tendance évolutive particulière aux Keroplatinae. Les pectinations de *Ctenoceridion* sont nettement moins prononcées chez la femelle que chez le mâle (fig. 493-494).

L'apiculation du dernier flagellomère antennaire est un phénomène beaucoup plus courant que la pectination du flagelle. Comme le nombre primitif de 14 flagellomères est respecté, l'apicule ne peut s'interpréter que comme le résultat d'un étranglement secondaire, et non d'une fusion partielle de deux flagellomères. Chez les Macrocerinae, il n'existe (peu prononcé) que chez le fossile tertiaire *Kelneria*. Par contre, il est courant chez les *Keroplatini*, où le fait que le flagellomère apical soit élargi le rend plus évident. L'apicule terminal peut être petit (p. ex. *Keroplatus*, fig. 16b), ou représenter un appendice presque aussi long que le flagellomère (*Neoceroplatus*, fig. 756) ; dans ce dernier cas, l'apicule peut aussi trancher sur le reste de l'antenne par sa couleur jaune ou blanche. L'apicule peut aussi porter des soies sensorielles modifiées : c'est le cas chez *Heteropterna* (fig. 544).

Ciliation. — D'après LAMEERE (1936), les flagellomères des Diptères portent à l'origine deux jeux de soies : microchètes et macrochètes. En ce qui concerne les Mycetophiloidea, THOMPSON (1975) a donc souligné que la présence de macrochètes antennaires était une plésiomorphie (voir p. 375, au sujet des Lygistorrhinidae). Ces macrochètes ont d'ailleurs une fréquence et une répartition très irrégulière dans le groupe. Le plan de base de l'antenne est donc un jeu de macrochètes dorsaux et un jeu de ventraux,

Source : MNHN, Paris

auxquels s'ajoutent éventuellement des internes et des externes. La disparition des macrochètes dorsaux seuls n'est pas connue chez les Mycetophiloidea, tandis que les ventraux ont disparu à de nombreuses reprises ; comme on l'a déjà noté dans les généralités p. 24, cependant, les *Orfeliini* des genres *Platyura, Proapemon* et *Nicholsonomyia*, ainsi qu'un genre néotropical inédit, ont perdu les deux jeux. Par contre, certains macrochètes, en particulier apicaux, peuvent s'allonger considérablement. C'est le cas des macrochètes situés à l'extrémité des pectinations antennaires de *Duretina, Hikanoptilon* et *Platyroptilon* (fig. 513, 632, 835). Ajoutons que les microchètes eux-mêmes peuvent s'allonger démesurément chez certains *Platyroptilon* (*cf.* p. 315), chez deux genres d'*Orfelini* à antennes pectinées, *Platyceridion* et *Tamborinea* et chez le Mycetophilidae Metanepsiinae *Metanepsia* (*M. pectinissima* seulement). Au contraire, ces macrochètes peuvent se raccourcir et s'épaissir pour devenir spiniformes ; c'est le cas chez les *Ctenoceridion* du sous-genre nominatif (fig. 495) et chez *Tolletia* (fig. 969). Ces deux derniers états, allongement et épaississement, sont bien entendu apomorphes.

Couleur. — Les antennes des Keroplatidae sont très généralement de couleur uniforme. J'ai déjà dit que l'apicule terminal pouvait trancher sur le reste du flagelle par sa couleur claire : ce peut être aussi le cas du ou des derniers flagellomères tout entiers, comme chez *Ctenoceridion* (fig. 493-494). Chez *Heteropterna*, certaines espèces portent un ou plusieurs flagellomères terminaux jaunes ou blancs, mais aussi un ou plusieurs flagellomères médians ; c'est aussi le cas de certains *Cerotelion* australasiens. Le flagelle bicolore sera donc tenu comme apomorphe, l'état étant d'autant plus évolué qu'il intéressera davantage d'articles.

A.1.10. Palpes

L'accord est général pour penser que cinq articles pendants constituent l'état primitif des palpes maxillaires des Diptères, comme chez les Mécoptères (voir p. ex. Lameere, 1936 ; Crampton, 1942 ; Hennig, 1973, etc.). Par ailleurs, la présence sur le troisième article de ces palpes d'une fosse ou crypte sensorielle fait partie du plan de base des Antliophora (Hennig, 1973).

Il existe cependant un désaccord sur le nombre de ces articles qui appartiennent morphologiquement aux palpes, le premier ayant souvent été appelé palpifère, et donc considéré comme relevant du territoire stipital (Snodgrass, 1935). Pour Crampton, seuls les Culicidae et les Tanyderidae possèdent un vrai palpifère (en plus d'un palpe de cinq articles). Il est en effet évident que lorsque six articles sont présents à l'emplacement des palpes, le premier ne peut être qu'un vrai palpifère. Il n'en va pas de même lorsque les articles sont réduits à cinq ou moins. Comme le fait remarquer De Souza Amorim (1982a), il est alors impossible de dire s'il y a eu perte ou fusion, et quels articles sont en cause. J'ai déjà mentionné (p. 32) que je conservais le terme de palpifère pour le premier « article » des palpes. C'est ce que fait Séguy (1951) pour les Diptères en général ou, en ce qui concerne les Mycetophiloidea, Edwards (1925), Séguy (1940) et Stefan (1966, au sujet des Sciaridae seulement). La nomenclature que j'ai adoptée ici tient plutôt à la position de ce segment qu'à sa nature, mais cependant le cas des *Orfeliini* du genre *Planarivora* permet peut-être de nous éclairer sur ce problème d'homologie.

L'espèce-type de *Planarivora* (*P. insignis* Hickman) porte des palpes formés d'un « palpifère », d'un palpomère 1 entièrement membraneux et d'un palpomère 2 quelque peu élargi, portant le sensorium. J'ai montré (Matile, 1981b) que les espèces néotropicales du genre ont encore un palpomère 1 sclérifié, et un petit palpomère 3 (comparer fig. 1054 et 1055). *Planarivora* nous indique ici que chez les Mycetophiloidea, la tendance évolutive serait plutôt à la disparition des palpomères par membranisation (dont nous

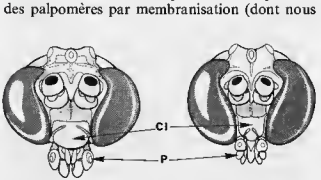


Fig. 1054-1055. — Vue frontale de la tête chez *Planarivora* : 1054, *P. insignis* Hickm. ; 1055, *P. enderleini* (Lane). *Cl* : clypéus ; *P* : palpes. D'après Matile, 1981b, mod.

Source : MNHN, Paris

sommes témoins) qu'á la fusion de deux palpomères. L'état des palpes dans ce genre me semble plus en faveur de la persistance du palpifère vrai que de sa disparition.

Le plan de base des « palpes » des Nématocéres est donc un palpifère plus cinq palpomères (état le plus plésiomorphe, des Mécoptéres, Culicidae et Tanyderidae). Lorsque ne subsistent que cinq articles (cas le plus fréquent), ceux-ci représenteraient probablement le palpifère et quatre palpomères, si mon interprétation de *Planarivora* est exacte ; la majorité des Diptéristes, cependant, considérent que le palpifère a disparu et numérotent les palpomères de un á cinq. La solution du problème passe par une étude de cet appendice chez de nombreux Nématocéres, ce que je n'ai pu entreprendre. À ce plan de base s'ajoute la présence d'une aire sensorielle sur le deuxiéme palpomére (ou le troisiéme, selon l'interprétation choisie). D'après De Souza Amorim (1982a), l'état primitif de ce sensorium est une fosse, alors que son remplacement par une aire non invaginée ou un sillon refermé sont des apomorphies. Ce sont bien en tout cas des fosses que portent les palpes des Mécoptéres.

Je n'ai pas trouvé d'autres hypothéses sur le plan de base des palpomères des Nématocéres, sauf une incidente de De Souza Amorim, qui estime que les palpomères devaient être à l'origine « plus ou moins courts ». Je considére ici que l'état plésiomorphe des palpomères des Diptéres est représenté par des articles un peu plus longs que larges, dont le dernier n'est pas plus long que le précédent, tels qu'ils se présentent chez les Mécoptéres (*cf.* p. ex. Grassé, 1951). Cet état de caractére existe chez quelques Macrocerinae comme par exemple les *Chiasmoneura* du sous-genre *Prochiasmoneura* (fig. 281-282), ou les *Paramacrocera* (fig. 370, 381, 383). Seront donc considérés comme états apomorphes á la fois l'allongement et le raccourcissement de l'un ou l'autre des palpomères. Le cas le plus répandu chez les Keroplatidae est l'allongement modéré du dernier palpomére. Chez les *Orfeliini* tels que les *Antlemon* du sous-genre *Antlemonopsis*, l'allongement des palpes est remarquable et intéresse exclusivement le premier ou le troisiéme palpomére selon les espéces (Matile, 1978a ; voir aussi fig. 1014). L'allongement du dernier palpomére atteint des proportions remarquables chez certains Mycetophilidae Leiinae, et en particulier chez *Manota*, oú les palpes peuvent ainsi dépasser la longueur de la premiére paire de hanches.

Le raccourcissement est plus rare ; il se produit chez les Macrocerinae *Angazidzia* (fig. 257) *Robsonomyia* (fig. 420) et *Srilankana* (fig. 427). L'épaississement est également un écart du plan de base et intéresse le plus souvent le deuxiéme palpomére (*cf. Antlemonopsis, in* Matile, 1978a, ou *Tamborinea in* Matile, 1981c, tous deux appartenant aux *Orfeliini*, ainsi que *Cordyla* chez les Mycetophilidae).

En ce qui concerne le nombre de palpomères, Vockeroth (1981), se basant sur l'étude de 45 genres appartenant á toutes les familles de Mycetophiloidea sauf les Sciaridae, fournit les données suivantes (rectifiées selon mon interprétation du premier article) : l'état le plus répandu est de quatre palpoméres. Il en existe trois seulement chez beaucoup de Mycetophilidae, deux chez *Keroplatus*, de un á trois chez certains *Dziedzickia* (Mycetophilidae Gnoristinae), un seul, trés court, chez *Metanepsia* (Mycetophilidae Metanepsiinae), et un seul, trés long, chez les Lygistorrhinidae. Steffan (1966) donne comme plan de base des Sciarídae un palpifére plus trois palpomères, le sensorium se trouvant sur le premier palpomére apparent (indice s'ajoutant á celui de *Planarivora* en faveur de la disparition du premier palpomére).

Toute disparition sera donc considérée ici comme une apomorphie. Arachnocampinae et Macrocerinae possédent tous le nombre primitif de palpoméres, tandis que tous les *Keroplatini* n'en ont plus que deux au plus, dont le dernier porte le sensorium (*Cerotelion, Keroplatus, Mallochinus Neoceroplatus, Paracerotelion, Platoceratias* et *Rocetelion*), tous les autres genres n'en ayant plus qu'un. Il s'agit sans doute ici de la perte des deux palpomères apicaux. Le dernier palpomére des *Keroplatini* est en outre épaissi et dressé vers l'avant (voir p. ex. fig. 15). Le nombre des palpoméres peut exceptionnellement diminuer chez les *Orfeliini*, mais dans ce cas le dernier n'est pas épaissi mais monoliforme (*Planarivora*, déjá mentionné, *Chetoneura, Asynaphleba*). Dans ces conditions, l'état des *Keroplatini*, avec leur palpomére 1 de taille réduite (voire en partie ou entiérement membraneux) et le deuxiéme épaissi et dressé, semble fortement apomorphe. Sous sa forme la plus répandue, cet appendice se présente comme chez certains *Keroplatus* (fig. 12, 13, 15), avec un palpomére terminal épais, mais

Source : MNHN, Paris

court. Le fort allongement de celui-ci, comme chez d'autres *Keroplatus* et chez *Neoceroplatus* (fig. 753-754) et son fort raccourcissement (*Platyroptilon*, fig. 843) seront l'un et l'autre tenus comme des écarts du plan de base des *Keroplatini*.

J'ai signalé (MATILE, 1974a) chez les Keroplatidae un cas de dimorphisme sexuel concernant les palpes, en l'occurrence celui de *Tergostylus*, où les palpes femelles sont démesurément épaissis, alors que ceux des mâles sont normaux (*cf.* fig. 943). Cette tendance évolutive se manifeste également, mais moins prononcée, chez *Euceroplatus* et *Heteropterna*. Mentionnons en passant que le phénomène adaptatif le plus extraordinaire ayant affecté les palpes des Mycetophiloïdea est assurément leur transformation en organes préhensiles dans le genre australien *Paramorganiella* Tonnoir (Mycetophilidae).

A.I.11. PIÈCES BUCCALES

Il a déjà été signalé (p. 37) que tous les Macrocerinae avaient les labelles bisegmentées, ce qui en est l'état plésiomorphe, puisque c'est celui des Mécoptères et de la plupart des Nématocères. J'ai fait remarquer que des labelles bisegmentées existaient aussi chez les *Orfeliini* ; c'est le cas du genre-type, *Orfelia*, et de tous les genres de cette tribu jusqu'ici examinés sur ce plan. Les labelles unisegmentées représentent donc un état apomorphe partagé par les Arachnocampinae et les Keroplatinae *Keroplatini*.
Le labium est susceptible de s'allonger dans des proportions considérables chez les *Orfeliini* (voir p. 376 et fig. 1013, ainsi que MATILE 1976a) ; ce phénomène ne se produit pas chez les taxa étudiés ici ; il est donc inutile d'en envisager les modalités.

L'ensemble des pièces buccales peut se réduire considérablement chez quelques Macrocerinae comme les *Chiasmoneura* du sous-genre *Prochiasmoneura* et chez certains *Keroplatini*, où la trompe finit par ne pas dépasser le bord ventral des yeux. C'est le cas par exemple de *Ctenoceridion* (fig. 491, 504) ou d'*Hikanoptilon* (fig. 638) ; ce fait sera bien entendu compris comme apomorphe. Il en va de même pour l'élargissement en lobe volumineux du labre de *Nauarchia* (fig. 745).

Dans la présente étude, les pièces buccales ne m'ont fourni qu'un seul autre caractère dont j'ai pu préciser la signification phylogénétique, celui de la présence ou de l'absence du postmentum. Celui-ci (mentum de PETERSON, 1916, CRAMPTON, 1942 ; submentum de GOUIN, 1950) est souvent fortement réduit ou absent chez les Diptères en raison du grand développement de l'hypostome (HENNIG, 1973). D'après MCALPINE (1981), il existe sous forme de plaque distincte chez les Anisopodidae du genre *Sylvicola*, et il est même très long chez les Tanyderidae chiliens du genre *Tanyderus* ; il s'agit là de Bibionomorpha plus primitifs que les Mycetophiloidea, et sa présence peut donc être tenue pour plésiomorphe. C'est comme un reste de postmentum qu'a été interprété le petit sclérite situé immédiatement en arrière du prémentum chez *Macrocera* (fig. 7, pom) et l'espace quadrangulaire légèrement sclérifié situé au même emplacement chez *Keroplatus*, cette pièce ayant disparu chez *Arachnocampa*. Chez certains *Orfeliini* tels qu'*Asindulum*, le postmentum est bien plus fortement développé que chez *Macrocera* et *Keroplatus*, mais il s'agit certainement là d'un allongement secondaire lié à celui de l'ensemble de la trompe. L'absence de postmentum chez *Arachnocampa* ne peut être interprétée que comme une disparition.

Source : MNHN, Paris

A.2. Thorax

A.2.1. Prothorax

A.2.1.1. Postpronotum.

L'évolution de ce sclérite a été peu étudiée chez les Diptères. Celle du pronotum en général a été résumée par Matsuda (1970). Cet auteur fait remarquer que chez la plupart des Nématocères, le pronotum est repoussé vers le bas par l'expansion de la partie antérieure du mésonotum ; ceci est particulièrement bien visible chez les Mycetophiloidea. L'étude du thorax antérieur de quelques Nématocères me permet de penser que la position primitive est celle illustrée par exemple chez *Limnophila* (Limoniidae, Tipuloidea) par Crampton (1925) ; c'est celle que j'ai schématisée dans la reconstitution du plan de base du thorax des Diptères (fig. 18). Dans cette position, le pronotum est séparé par la suture transnotale en un antépronotum et un postpronotum, tous deux situés en avant du mésoscutum (fig. 1056). L'avancée de celui-ci, particulièrement prononcée chez les Mycetophiloidea, a provoqué la disparition de la partie médiane du postpronotum (et souvent aussi la réduction de cette même partie sur l'antépronotum), et en a repoussé les restes vers le bas, comme chez *Arachnocampa*. Dans ce genre, ces restes latéraux demeurent en contact avec le proépisterne, et le postpronotum se conserve de chaque côté du thorax (fig. 1057). Cet aspect du postpronotum chez *Arachnocampa* reste proche de celui des Tipulidae (Rees & Ferris, 1939 ; Crampton, 1925, 1942) ; il est donc plus primitif que celui qu'il prend chez les autres Keroplatidae.

Au lieu d'être repoussé ventralement, le postpronotum peut au contraire fusionner latéralement avec le prescutum pour former le « calus huméral », comme c'est le cas par exemple pour *Tabanus* (Bonhag, 1949 ; Matsuda, 1970). C'est apparemment ce qui s'est produit chez *Macrocera* (fig. 1058), où ne persistent plus d'éléments dorsaux du postpronotum, et où les éléments latéraux ont perdu leur identité pour s'intégrer au mésoscutum. Ceci nous est démontré par les états intermédiaires de quelques Macrocerinae, chez lesquels persiste un petit élément latéral, comme chez *Chiasmoneura s. str.* (fig. 267), ou encore où la fusion avec le mésoscutum est incomplète : *Chiasmoneura* du sous-genre *Synesostyla* (fig. 308), *Paramacrocera* du sous-genre *Freemaniola* (fig. 384) et *Vockerothia* (fig. 393). Le morphocline va ici d'*Arachnocampa* à *Chias-*

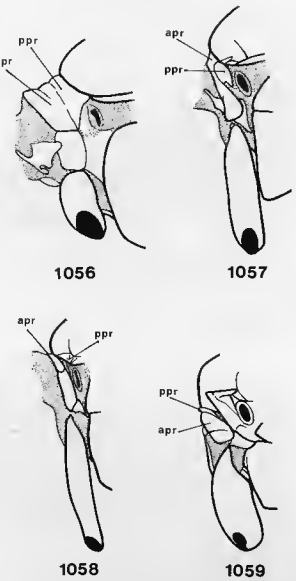


Fig. 1056-1059. — Partie antérieure du thorax, vue latérale : 1056, *Limnophila* (Limoniidae) ; 1057, *Arachnocampa* (Keroplatidae) ; 1058, *Macrocera* (d°) ; 1059, *Keroplatus* (d°).
apr : antépronotum ; *ppr* : postpronotum.
Fig. 1056 d'après Crampton (1925), mod.

Source : MNHN, Paris

moneura s. str., puis aux autres Macrocerinae mentionnés ci-dessus, enfin à *Macrocera* et aux genres restants. *Angazidzia* (fig. 258) représente apparemment une variante particulière où la fusion se serait produite par l'avant, avec pour résultat un calus huméral saillant vers la tête. Ce cas, unique, sera considéré comme une apomorphie de ce genre.

Enfin *Keroplatus* (fig. 27, 1059) présente encore un petit bourrelet postpronotal coincé entre l'antépronotum et le calus huméral, qui doit probablement incorporer aussi des éléments postpronotaux. Cependant, les *Keroplatini* montrent tous les intermédiaires en ce qui concerne le développement des parties latérales et dorsales du postpronotum, et il est certain qu'il y a eu là de nombreuses évolutions parallèles, comme c'est le cas chez *Chiasmoneura* et *Paramacrocera*, et aussi chez les Ditomyiidae, où le postpronotum est de type tipulidien chez *Ditomyia*, alors que celui de *Symmerus* est en partie incorporé au mésothorax. On notera cependant la forte réduction médiane du sclérite chez *Xenokeroplatus*.

Ces morphoclines postpronotaux peuvent se résumer ainsi :

— Éléments dorsaux + latéraux → disparition des éléments dorsaux et persistance des latéraux.

— Éléments dorsaux + latéraux → disparition partielle ou totale des éléments latéraux et persistance partielle des éléments dorsaux.

La nature clinale de ces modifications, le parallélisme auquel elles sont fréquemment soumises, comme la difficulté d'interprétation de ces fusions et disparitions, qui ne s'observent bien que sur des exemplaires potassés, nous empêcheront de faire un large usage de ce caractère.

Le postpronotum subit une autre modification, qui n'intéresse pas les taxa étudiés ici, mais seulement les *Orfeliini* à trompe allongée, comme *Asindulum, Macrorrhyncha, Antlemon, Cloeophoromyia* et *Tamborinea* : dans tous ces genres, et quel que soit le type morphologique de la trompe (allongement du clypéus, du labre, des labelles, etc.), le postpronotum forme un gros bourrelet antérieur, donnant comme un demi-collier en arrière de la tête. En même temps, l'antépronotum, lui même agrandi, bascule en avant et forme angle droit avec le proépisterne (fig. 1060).

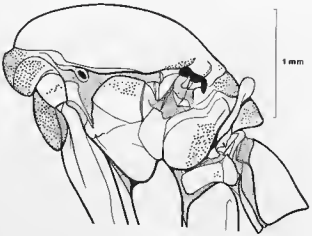


FIG. 1060. — Vue latérale du thorax de *Tamborinea commoni* Mal.
D'après Matile (1981c), mod.

Ce phénomène est sans aucun doute fonctionnel, probablement lié à la nécessité d'insertions musculaires puissantes destinées à soutenir la tête.

A.2.1.2. **Proépimère.**

Le problème de la position du proépimère par rapport à la suture anapleurale, qui sépare l'anépisterne mésothoracique du katépisterne, a déjà été mentionné au sujet des relations phylogénétiques éventuelles entre Lygistorrhinidae et Keroplatidae. TUOMIKOSKI (1966c) remarque que chez les Lygistorrhinidae, le proépimère rencontre le mésokatépisterne au niveau de la suture anapleurale, ce qui est d'après lui inhabituel. Cependant, selon les figures de SHAW & SHAW (1951), ce phénomène se rencontre également chez les Mycetophilidae Mycomyinae, chez les Sciophilinae des genres *Phthinia* et *Eudicrana*, le Leiinae *Procycloneura*, les Mycetophilinae *Exechiini* des genres *Exechia, Allodia, Brachypeza* et *Cordyla*, ainsi que chez tous les *Mycetophilini* illustrés.

La partie systématique du présent travail montre qu'une disposition analogue existe chez les Macrocerinae *Angazidzia* (fig. 258), *Chiasmoneurella* (fig. 325), *Paramacrocera s. str.* (fig. 373), *Micrepimera* (fig. 415), *Robsonomyia* (fig. 422) et *Srilankana* (fig. 428). Il en va de même chez les *Keroplatini* des genres *Ctenocerídion* (fig. 496), *Keroplatus* (fig. 27), *Neoceroplatus*

Source : MNHN, Paris

(fig. 757) et *Tergostylus* (fig. 945). Chez *Placoceratias*, l'épimère I est en rapport avec le mésanépisterne bien au-dessus de la suture anapleurale, plutôt qu'avec le katépisterne (fig. 820). Chez les *Orfeliini*, sur les quelques 40 genres examinés, seul *Laurypta* a l'angle postéroventral du proépimère situé au niveau de la suture anapleurale ; chez tous les autres, il est en-dessous, comme par exemple chez *Tamborinea* (fig. 1060), où il est cependant particulièrement ventral ; c'est aussi le cas des Arachnocampinae.

L'étude du thorax des Nématocères (*cf.* CRAMPTON, 1925) montre que la position du proépimère par rapport à la suture anapleurale est assez variable, mais que son angle postéroventral se situe le plus souvent au-dessous de la suture. Si l'on tient compte du fait que c'est aussi le cas chez les Mécoptères, on peut avancer qu'une position au niveau de la suture, *a fortiori* au-dessus, est en effet apomorphe comme le pensait TUOMIKOSKI. Cependant, la répartition de cette apomorphie chez les Mycetophiloidea montre qu'elle est apparue à de très nombreuses reprises, tant chez les Keroplatidae que chez les Mycetophilidae.

A.2.1.3. Présternite.

On a vu dans la Partie morphologique que la partie ventrale du prothorax de *Keroplatus* et de *Macrocera* s'opposait à celle d'*Arachnocampa* par la présence de restes du présternite, seul le basisternite existant chez *Arachnocampa*. MCALPINE (1981) se contente d'écrire à ce sujet que le prosternum des Diptères « peut » se diviser en un présternite, antérieur, et un basisternite, postérieur, et de renvoyer au travail de SPEIGHT (1969). Celui-ci n'a étudié que les Acalyptères, mais il a passé en revue les quelques données sur ce sujet disponibles dans la littérature : CRAMPTON (1942) signale un présternite vrai chez *Musca*, mais doute de sa présence chez les Diptères inférieurs ; chez *Tabanus*, il découvre un présternite « apparent » que BONHAG (1949) considère, lui, comme un présternite vrai.

Pour SPEIGHT, ce sclérite, quand il est présent chez les Acalyptères, est presque toujours associé à l'organe cervical et prend des formes variées. L'auteur irlandais suppose qu'il pourrait donc s'agir d'une structure secondaire qui aurait pu se développer à plusieurs reprises en réponse aux exigences de l'organe cervical. Ceci rendrait compte de l'absence de présternite chez de nombreux Diptères inférieurs, où l'organe cervical n'est pas si hautement différencié que chez les Acalyptères, ou même parfois absent. Cependant, l'organe cervical a très peu été étudié chez les Nématocères, où l'on ne connaît que la structure de *Sylvicola* (Anisopodidae), dont

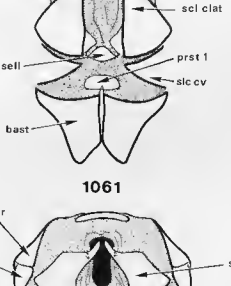


FIG. 1061-1062. — 1061, régions cervicale et prosternale de *Sylvicola fenestralis* (Anisopodidae), vue frontale ; 1062, vue frontale du thorax de *Bolitophila cinerea* Meig. (Bolitophilidae).
apr : antépronotum ; *bast 1* : probasisternite ; *em 1* : proépimère ; *es 1* : proépisterne ; *fust 1* : profurcasternite ; *H 1* : hanche 1 ; *prst 1, 2* : pro- et mésoprésternites ; *sell* : sella ; *slc cl* : sclérite collaire ; *scl clat* : sclérite cervical latéral ; *scl cv* : sclérite cervical ventral.

Source : MNHN, Paris

SPEIGHT dit qu'elle montre une sella et quelques sensilles dispersées. SPEIGHT n'ayant pas illustré cette disposition, je la figure chez *Sylvicola fenestralis* (fig. 1061).

Ni *Arachnocampa*, ni *Macrocera*, ni *Keroplatus* ne montrent de sclérification entre les sclérites cervicaux latéraux. On peut donc penser que l'organe cervical est absent dans les trois groupes, alors que le présternite est absent dans les deux derniers. Ceci va à l'encontre de l'hypothèse de SPEIGHT, liant l'existence d'un présternite au développement de l'organe cervical. Par ailleurs, dans les trois genres, le mésosternum est nettement divisé en présternite et basisternite. Je suis donc d'opinion que le présternite I est normalement présent dans le plan de base des Keroplatidae, et donc que son absence est une autapomorphie des Arachnocampinae. Un présternite est d'ailleurs bien distinct chez les Ditomyiidae, dont nous avons vu qu'ils étaient les plus primitifs des Mycetophiloidea actuels. Dans cette famille, le présternite est accompagné d'un tout petit sclérite médian qui correspond sans doute à une sella. Les Bolitophilidae (fig. 1062) et les Mycetophilidae présentent le même aspect, ainsi que les Diadocidiidae, mais ceux-ci n'ont pas de sella.

A.2.1.4. **Basisternite.**

Ce sclérite peut être entièrement dénudé, entièrement ou partiellement couvert de microchètes, ou encore muni de macrochètes. Il est nu chez *Arachnocampa* et tous les Macrocerinae, ainsi que chez la plupart des Keroplatinae *Orfeliini* (font exception les *Truplaya* du sous-genre *Truplayella* et le genre *Lutarpya*). Il est cilié chez tous les *Keroplatini*, sauf *Nauarchia*, *Xenokeroplatus* et *Euceroplatus* tel qu'il a été émendé dans la Partie systématique, ainsi que chez *Heteropterna* (*Scrobicula*) et *Ctenoceridion* (*Gymnoceridion*).

La plupart des Mycetophiloidea primitifs de la famille des Ditomyiidae ont un basisternite cilié, mais il est nu chez *Ditomyia*. Chez les Scatopsoidea, DE SOUZA AMORIM (1982a) a mis en évidence que les taxa les moins évolués possédaient des soies ou une pubescence sternales, et que la tendance générale du groupe allait vers une réduction quasi totale de la ciliation. C'est dans ce sens que j'interpréterai ce caractère chez les Keroplatidae, où la dénudation du basisternite semble bien s'être réalisée à plusieurs reprises.

A.2.2. MÉSOTHORAX

A.2.2.1. **Scutum.**

Suture transverse. — La nature de cette suture, plus correctement appelée suture transcutale, a été discutée notamment par HENDEL (1928), MATSUDA (1970) et MCALPINE (1981). Tandis qu'elle est complète chez les Tipuloidea et les Ptychopteroidea, Nématocères primitifs, elle s'efface dans la plupart des autres familles de Nématocères ; MCALPINE souligne qu'elle est à peine visible chez les Bibionomorpha. L'état « suture transverse complète » est donc sans ambiguïté le plus plésiomorphe. Chez les Keroplatidae, elle ne persiste à l'état distinct que chez les Arachnocampinae (fig. 19-20 : st) ; les autres sous-familles sont donc apomorphes sur ce point.

Microchètes. — Je n'ai pas trouvé dans la littérature générale d'hypothèse sur le plan de base des microchètes scutaux des Diptères. Rappelons tout d'abord que ce que l'on appelle scutum « dénudé » en systématique correspond à un scutum ne portant que la micropilosité commune à tous les sclérites, et que la «pubescence » est le résultat de microchètes serrés et plus ou moins allongés. DE SOUZA AMORIM (1982a) aborde le sujet de la pilosité chez les Scatopsidae en affirmant que la résolution du problème est délicate, tant le caractère est variable dans le groupe. D'après son analyse, cependant, la tendance évolutive de la famille va vers la pilosité (mais dispersée). En effet, le scutum est entièrement dénudé chez les Aspistinae, sous-famille la plus primitive, partiellement pileux dans le groupe des Ectaetiinae, et entièrement pileux chez les Scatopsinae, plus évolués. DE SOUZA AMORIM accepte aussi la possibilité d'une régression vers la dénudation totale, puisqu'il interprète cet état de caractère comme une autapomorphie du genre *Akorhexosa*.

Les Scatopsoidea représentant la superfamille la plus primitive des Mycetophiliformia, je pose-

Source : MNHN, Paris

rai ici *a priori* que la dénudation fait partie du plan de base de cette section, tandis que la pilosité appartiendrait à celui des Scatopsinae, des Mycetophiloidea et des Cecidomyioidea. Comme les Mycetophiloidea les plus plésiomorphes, Ditomyiidae et Diadocidiidae, possèdent des microchètes peu développés et largement espacés, comme chez les Scatopsinae, je considérerai que la pubescence serrée, telle qu'elle se présente chez les *Keroplatini*, est relativement apomorphe, tandis que celle, longue, dressée et dorée, du scutum d'*Hesperodes* (*Macrocerini*) est plus fortement apomorphe. La présence de bandes scutales dénudées, contraire au plan de base des Mycetophiloidea, sera également tenue pour une apomorphie, encore que celle-ci devrait être largement soumise au parallélisme, comme le prouve l'existence d'espèces à bandes dénudées (bandes paracrostricales), de taille variable, et d'espèces sans bandes, dans le genre *Ralytupa* (MATILE, 1975c).

Macrochètes. — L'acquisition de macrochètes scutaux résulte de l'allongement des microchètes dans certaines zones privilégiées. C'est une tendance évolutive des Diptères, ayant atteint son apogée chez les Muscomorpha ; elle affecte notamment les régions dorsocentrales et acrostricales. Il est logique d'assumer que plus les macrochètes de ces régions sont longs et nombreux, plus le scutum est apomorphe sur ce point. En ce qui concerne les Mycetophiloidea, on notera cependant que le genre fossile *Kelneria* (Macrocerinae) possède de longues soies acrosticales et dorsocentrales : le caractère est donc apparu depuis longtemps chez les Keroplatidae. Or tous les Keroplatinae (sauf quelques rares genres d'*Orfeliini*, tels que *Rypatula* et *Pyratula*) sont dépourvus de ces macrochètes ; je pense que nous sommes ici en présence d'une régression, et donc d'une apomorphie.

Forme. — Le scutum est très généralement arqué chez les Mycetophiloidea (*cf.* SHAW, 1948b ; SHAW & SHAW, 1951), comme on peut le voir par exemple figures 20 et 23. Cet état, le plus répandu, est sans ambiguïté plésiomorphe ; il existe une tendance à l'aplatissement du scutum chez les *Keroplatini*, comme le montre la figure 27 (*Keroplatus*). Cette tendance est surtout prononcée, outre *Keroplatus*, chez *Duretina* (fig. 514), *Hikanoptilon* (fig. 641), *Nauarchia* (fig. 748) et *Neoceroplatus* (fig. 757). Cet aplatissement se produit de façon clinale dans cette tribu, et il existe tous les intermédiaires entre le scutum de *Cerotelion* (fig. 439), aussi arqué que celui des Macrocerinae, et celui de *Duretina* et autres. Il en va de même chez les *Orfeliini*, où la tendance se manifeste toutefois beaucoup plus fortement chez le couple formé par les genres *Tamborinea* et *Nicholsonomyia*, comme on peut en juger par la figure 1060. Cet état est bien entendu fortement apomorphe, comme je l'ai déjà fait remarquer (MATILE, 1981c).

Couleur. — Le scutum est le plus souvent unicolore chez les Mycetophiloidea. Cependant, il est assez fréquent qu'il porte trois bandes longitudinales discales d'une couleur différant de celle du fond, plus rarement une seule, sagittale (la présence de deux bandes sagittales provient certainement d'un effacement secondaire de la bande médiane). À ma connaissance, il n'y a jamais de bandes de ce type chez les Scatopsidae, ni chez les Bibionidae. Je tiendrai donc l'état « scutum unicolore » comme faisant partie du plan de base, bien que de toute évidence des bandes scutales soient apparues à de très nombreuses reprises chez les Diptères.

La couleur d'ensemble des Mycetophiloidea est généralement jaune ou brune, ou un mélange des deux, mais le noir n'est pas rare. Cette dernière couleur est plus fréquente chez les *Orfeliini* que chez les autres Keroplatidae, c'est aussi la coloration dominante des Bibionidae et des Scatopsidae. Il me paraîtrait aventuré de faire une hypothèse sur la couleur primitive du scutum chez les Bibionomorpha : le jaune est moins répandu, et pourrait donc être relativement apomorphe, d'autant que d'après DE SOUZA AMORIM (1982a), la coloration jaune du scutellum est le résultat d'une désclérotinisation de celui-ci, mais rien ne me permet de choisir entre le brun et le noir. Les couleurs plus rares sont sans aucun doute apomorphes, l'orangé étant relativement fréquent (p. ex. *Ralytupa* chez les *Orfeliini*, bon nombre de Mycetophilidae). J'ai sans doute été le premier à signaler le bleu violacé sur les bandes scutales d'un Keroplatidae *Orfeliini, Taulyrpa coerulea*, et chez les Mycetophilidae Mycomyinae *Dinempheria cobaltiella* et *giselae*, ainsi que le jaune citron d'un autre *Orfeliini, Tamborinea commoni* (pl. h.-t., fig. 3).

On considérera ici la présence de bandes scutales colorées comme apomorphe par rapport au scutum unicolore. Dans les groupes étudiés, ces bandes sont jaunes, noires ou brunes, et

Source : MNHN, Paris

aucune hypothèse sur la signification des couleurs ne sera exprimée.

A.2.2.2. **Scutellum.**

DE SOUZA AMORIM (1982a) a retracé l'évolution de la ciliation du scutellum chez les Scatopsidae. L'état le plus primitif est un scutellum uniformément couvert de petites soies subégales, puis apparaissent des soies plus longues, disposées en rangée transversale à peu près régulière, environ aux trois quarts de la longueur du scutellum, tandis que les microchètes se restreignent progressivement à l'emplacement de la rangée de macrochètes. Ce morphocline est parfaitement en accord avec celui observé chez les Keroplatidae. L'état primitif est chez eux le plus rare : *Hikanoptilon*, certaines espèces de *Keroplatus*. Les autres genres se répartissent à peu près également en genres à disque cilié et genres à disque dénudé, mais l'extrême du morphocline (qui ne se présente pas chez les Scatopsidae) s'est réalisé chez deux Macrocerinae dont le scutellum est entièrement dépourvu de soies, même marginales : *Angazidzia* et *Chiasmoneura s. str.* Cet état est bien entendu fortement apomorphe. *Placoceratias* représente un cas particulier : il existe des microchètes au-dessus et au-dessous de la rangée marginale de macrochètes. Chez tous les autres Keroplatidae examinés, les microchètes post-marginaux sont absents, et il semble donc bien qu'ils soient les premiers à disparaître chez les Keroplatidae. Leur persistance serait donc fortement plésiomorphe chez *Placoceratias*.

La répartition du caractère, comme le fait que certains genres renferment des espèces à disque dénudé et d'autres à disque cilié, indiquent qu'il est fortement soumis au parallélisme ; il sera donc utilisé avec prudence. En résumé, les états de caractères du scutum seront considérés comme de plus en plus apomorphes dans l'ordre suivant :

* Disque partiellement cilié au-dessous des soies marginales.
* Disque partiellement cilié en avant des soies marginales.
* Disque nu.
* Rangée marginale longue et mélangée de microchètes et de macrochètes.
* Rangée marginale composée seulement de macrochètes.
* Rangée marginale réduite à une ou deux paires de macrochètes.
* Scutellum entièrement nu.

A.2.2.3. **Médiotergite.**

Rappelons que ce sclérite représente la région médiane du postnotum, les régions latérales formant les latérotergites. Tous les Arachnocampinae, les Macrocerinae et les Keroplatinae *Keroplatini* ont le médiotergite dénudé, tandis qu'une minorité d'*Orfeliini* possède des soies ou des cils médiotergaux, de disposition variable (plages latérales, pubescence dorsale, rangée transversale, groupe de fortes soies apicales). Ce caractère n'entre donc en jeu que pour cette seule tribu, et ne sera par conséquent pas envisagé ici (notons cependant qu'une espèce de *Keroplatini, Cerotelion johannseni*, possède quelques microchètes médiotergaux). Deux types de caractères de signification phylogénétique ont été relevés sur le médiotergite des taxa étudiés ; ils portent sur l'aire sous-scutellaire et la forme du médiotergite lui-même.

Aire sous-scutellaire. — L'aire membraneuse sous-scutellaire correspond à la suture entre le vrai notum (« eunotum »), c'est-à-dire la plaque portant les ailes, et le postnotum ; elle fait partie du plan de base de tous les Insectes (CRAMPTON, 1931, 1942). Elle est le plus souvent linéaire, ce qui est son aspect primitif chez les Diptères, si l'on en juge par des données comme celles de YOUNG (1921) et de CRAMPTON (1925, 1931, 1942). Son élargissement ne peut être que secondaire, donc apomorphe. Toutefois, l'examen des figures de YOUNG et de CRAMPTON montre que cet élargissement s'est réalisé à plusieurs reprises chez les Nématocères : Blephariceridae, Hesperinidae, Psychodidae, certains Bibionidae...

La zone membraneuse sous-scutellaire est linéaire sur tous les Mycetophiloidea figurés par SHAW (1948b) et SHAW & SHAW (1951), ainsi que tous les genres que j'ai examiné. Seuls certains Keroplatidae font exception : *Macrocera* (fig. 23, assct), où l'élargissement demeure modéré, comparable par exemple à celui du Bibionidae *Plecia* figuré par CRAMPTON, mais surtout chez *Ctenocerídion* (fig. 497, 505) et *Heteropterna s. str.* (fig. 546-547), les *Heteropterna* du sous-genre

Source : MNHN, Paris

Scrobicula (fig. 629) représentant un état intermédiaire. On considérera donc que cet agrandissement de l'aire membraneuse sous-scutellaire fait partie des tendances évolutives des Macrocerinae et des Keroplatinae, chez lesquels elle ne s'est exprimée que rarement.

Forme. — Chez les Mycetophiloidea les plus primitifs, Ditomyiidae et Diadocidiidae, le médiotergite se présente comme un sclérite quasi-vertical, grand, régulièrement et légèrement arrondi de haut en bas. L'examen des figures de SHAW (1948b) et de SHAW & SHAW (1951) montre à l'évidence que la tendance évolutive du médiotergite, à partir de l'état plésiomorphe des Ditomyiidae et des Diadocidiidae, est une réduction de la hauteur, l'extrême du morphocline se rencontrant chez les Mycetophilidae Mycetophilinae, en particulier la tribu des *Mycetophilini*. C'est le cas de *Sceptonia*, figuré par SHAW & SHAW, et de genres encore plus évolués, *Platyprosthiogyne* et *Aspidiona*, chez lesquels le médiotergite n'est pas plus haut que le scutellum. Par ailleurs, chez la plupart des Mycetophiloidea, le médiotergite, régulièrement arrondi, ne dépasse pas, ou très peu, le niveau de l'apex du scutellum. C'est notamment le cas des Ditomyiidae et des Diadocidiidae. Tout en restant au niveau de cet apex, il est cependant à la fois aplati et anguleux chez les *Mycetophilini* mentionnés plus haut.

Nous retiendrons donc comme plan de base du médiotergite des Mycetophiloidea un sclérite de type ditomyiidien, dont la principale tendance évolutive va vers une diminution de la hauteur, tendance souvent exprimée dans la superfamille. Deux tendances plus rares se manifestent : l'acquisition d'un angle apical aigu et l'allongement en arrière du scutellum, ces deux modifications du plan de base n'étant pas nécessairement corrélées.

Les Arachnocampinae et la plupart des Macrocerinae montrent l'état plésiomorphe. On note toutefois dans cette dernière sous-famille une nette prolongation vers l'arrière chez *Robsonomyia* (fig. 422), où elle s'accompagne d'un angle apical prononcé. *Srilankana*, à un faible degré (fig. 428), et plus nettement *Kelneria* (fig. 397) et *Micropimera* (fig. 415), sont sur ce plan intermédiaires entre *Robsonomyia* et *Macrocera*. On observe aussi les deux états chez les *Keroplatini*, l'état le plus apomorphe étant représenté chez *Duretina* (fig. 514), *Nauarchia* (fig. 748), *Paracerotelion* (fig. 812), et surtout *Xenokeroplatus* (fig. 980). *Rocetelion* (fig. 901) représente un état intermédiaire. Le médiotergite varie aussi chez les *Orfeliini*. Ainsi, il est anguleux et légèrement prolongé en arrière chez *Orfelia* (fig. 1063) et *Truplaya* (fig. 1064), fortement chez *Ralytupa* (fig. 1065) et surtout le couple *Nicholsonomyia* - *Tamborinea* (*cf.* fig. 1060).

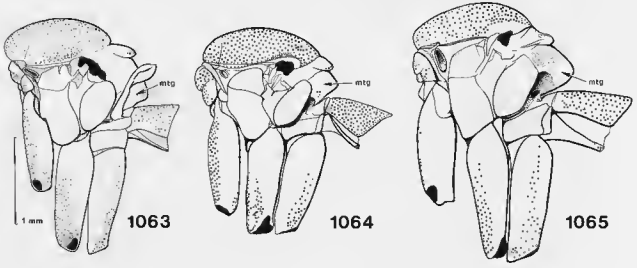


FIG. 1063-1065. — Thorax, hanches et premier segment abdominal, vue latérale : 1063, *Orfelia fasciata* (Meig.); 1064, *Truplaya calogastra* (Speis.); 1065, *Ralytupa gromieri* (Mat.).
mtg : médiotergite.
Fig. 1064 d'après Matile (1978c), mod.

Source : MNHN, Paris

A.2.2.4. **Latérotergite.**

Ce sclérite pair correspond, on l'a déjà dit, aux parties latérales du postnotum. Chez les Mycetophiliformia, il est toujours unique, non divisé en un latérotergite dorsal (anatergite) et un latérotergite ventral (katatergite). Nous envisagerons successivement sa forme et sa ciliation.

Forme. — Si l'on consulte les données de YOUNG (1921), CRAMPTON (1925), SHAW (1948b) et SHAW & SHAW (1951), il est évident que l'allongement de ce sclérite, qui vient à occuper une partie importante de la pleure postérieure, est caractéristique du groupe. L'analyse de ces mêmes données montre que l'état primitif du latérotergite des Mycetophiloidea est un sclérite étroit et vertical, tel qu'on peut le voir chez *Arachnocampa* (fig. 1066), et à un moindre degré chez *Ditomyia* (fig. 1068). L'extension en largeur du latérotergite et son inclinaison par rapport à la verticale forment un morphocline aisément polarisable (fig. 1066-1072), qui s'est réalisé à plusieurs reprises chez les Mycetophiloidea, la condition la plus large et la plus oblique représentant l'état le plus évolué. Chez *Keroplatus*, l'extension du latérotergite est telle que la base des balanciers est largement dissimulée par ces sclérites (fig. 27). Chez les Mycetophilidae *Mycetophilini*, ce morphocline est poussé chez certains genres à une réduction secondaire de la largeur, le latérotergite devenant de petite taille et presque transverse (fig. 1072).

À cet égard, le latérotergite d'*Arachnocampa*

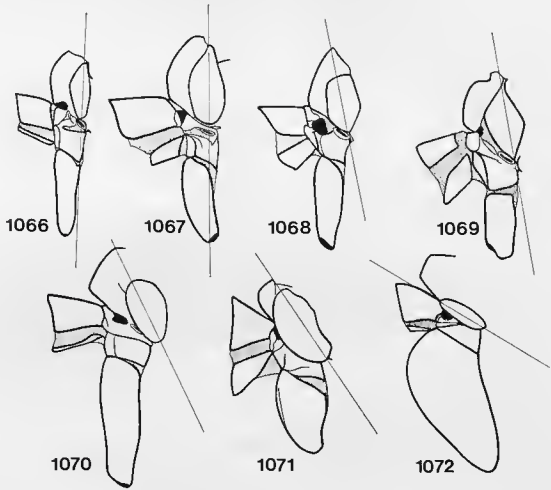


FIG. 1066-1072. — Inclinaison du latérotergite par rapport à la hanche postérieure : 1066, *Arachnocampa luminosa* (Skuse) (Keroplatidae) ; 1067, *Bolitophila cinerea* Meig. (Bolitophilidae) ; 1068, *Ditomyia fasciata* Meig. (Ditomyiidae) ; 1069, *Macrocera lutea* Meig. (Keroplatidae) ; 1070, *Orfelia fasciata* (Meig.) (♂) ; 1071, *Keroplatus tipuloides* Bosc (♂) ; 1072, *Epicypta aterrima* (Zett.) (Mycetophilidae).

Source : MNHN, Paris

représente une forme particulièrement plésiomorphe. La tendance à l'élargissement et á l'oblicité s'est manifestée á de nombreuses reprises chez les Keroplatidae, parfois á l'intérieur même d'un genre, comme le démontre *Chiasmoneura*, où le sous-genre *Prochiasmoneura* (fig. 284) possède un latérotergite bien plus large et oblique que dans les deux autres sous-genres, *Chiasmoneura s. str.* (fig. 267) et *Synesostyla* (fig. 308). Bien entendu, ces états de caractère sont non seulement soumis au parallélisme, mais encore de nature clinale : ils ne seront donc utilisés qu'avec prudence.

Ciliation. — La ciliation du latérotergite est un caractère très variable chez les Mycetophiloidea. MUNROE (1974) a émis l'hypothèse que la présence de longues soies latérotergales chez certains Ditomyiidae du genre *Australosymmerus* était apomorphe par rapport á la dénudation, étant donné que si c'était l'inverse, la perte des soies aurait dû se produire à de très nombreuses reprises dans le genre. Au contraire, VÄISÄNEN (1984), chez les Mycetophilidae Mycomyinae, considère la dénudation du latérotergite comme une synapomorphie entre *Mycomya* et *Echinopodium*. L'argumentation de MUNROE ne me convainc pas, car l'étude du latérotergite des Mycetophiloidea, et même des Bibionomorpha, montre que quel que soit son état apomorphe, cilié ou nu, la tendance évolutive a dû se réaliser à de nombreuses reprises.

Je déciderai donc en faveur de l'hypothèse de VÄISÄNEN. En effet, scutum, scutellum, médiotergite et latérotergites appartiennent tous au territoire mésonotal, et il ne semble pas y avoir de raison, *a priori*, de penser que l'évolution de la ciliation du latérotergite se soit produite dans une direction inverse de celle des autres sclérites mésonotaux, qui va vers la dénudation. L'argument demanderait á être testé par une étude exhaustive au moins des Mycetophiliformia, dans l'espoir de découvrir des états intermédiaires du morphocline, et sous réserve de ne prendre en compte le caractère de ciliation que sur des groupes dont la monophylie est assurée par d'autres caractères. En effet, beaucoup de coupures génériques ont été établies sur les états « latérotergite cilié » et « latérotergite nu ».

Á titre d'hypothèse provisoire, je considérerai donc l'état dénudé du latérotergite comme une apomorphie. Cet état est celui de tous les Macrocerinae, et semble donc y représenter une tendance évolutive réalisée depuis longtemps (au moins l'Éocéne supérieur). Tous les Arachnocampinae possèdent des soies latérotergales, qui s'ajoutent ainsi á la forme plésiomorphe du sclérite. En œ qui concerne les Keroplatinae, l'état le plus courant est l'absence de ciliation, une minorité de genres, dans chaque tribu, possédant des cils ou soies latérotergales : *Hikanoptilon*, *Keroplatus*, *Mallochinus*, *Neoceroplatus* et *Placoceratias* chez les *Keroplatini*, *Lapyruta*, *Lutarpya*, *Monocentrota*, *Neoditomyia*, *Proceroplatus*, *Rofelia* et un genre afrotropical inédit chez les *Orfelitini*. La perte des soies latérotergales s'est donc effectuée au moins á deux reprises dans cette sous-famille.

A.2.2.5. Suture médiopleurale.

Chez les Insectes cette suture, encore appelée mésopleurale, sépare le mésépimère du mésépisterne. Chez les Diptéres, où ce dernier est divisé en katépisterne et anépisterne, elle se situe donc entre ces deux pleurites en avant et le mésépimére en arriére (fig. 20, 23, 27 : smp ; voir aussi fig. 18). YOUNG (1921) et CRAMPTON (1925, 1942) ont montré que la suture médiopleurale était pratiquement rectiligne chez les Mécoptéres et les Diptéres primitifs (« Tipuloïdes »), et qu'elle était fortement anguleuse chez les Diptéres les plus évolués (« Muscoïdes »). Que l'état « suture médiopleurale rectiligne et verticale » soit hautement plésiomorphe chez les Diptéres nous est en effet indiqué par la mésopleure des Mécoptéres, comme on peut le voir par exemple chez *Panorpa communis* (fig. 1075). Cette idée a été adoptée par SHAW (1948b) et SHAW & SHAW (1951) dans leur étude des sclérites thoraciques des Mycetophiloidea. Parmi ceux-ci, la plupart des Ditomyiidae montrent une suture médiopleurale verticale, quoique légérement anguleuse ; les Diadocidiidae ont une suture un peu oblique et á peine encochée par la fosse médiopleurale, une dépression située dans la suture au niveau de la jonction anépisterne-katépisterne (suture anapleurale). Tous les autres Mycetophiloidea ont une suture oblique, mais elle l'est relativement peu chez les Bolitophilidae et les plus plésiomorphes des Mycetophilidae, ceux de la sous-famille des Sciophilinae, tandis qu'au contraire elle est fortement inclinée, et anguleuse, chez les

Source : MNHN, Paris

Sciaridae et beaucoup de Mycetophilidae Mycetophilinae. L'inclinaison et la courbure de la suture médiopleurale ont donc dû se produire à de nombreuses reprises dans la superfamille.

En ce qui concerne les Keroplatidae, la suture n'est jamais aussi profondément modifiée que chez les Sciaridae et les Mycetophilinae. Il s'agit ici d'un caractère clinal, difficile à subdiviser en étapes distinctes. On notera cependant que la suture est proche de la verticale chez les Arachnocampinae et les Macrocerinae de la tribu des *Robsonomyiini*, mais même dans ce cas, il existe toujours un décrochement distinct au niveau de la fosse médiopleurale ; dans cette tribu, *Srilankana* montre en outre un effacement ventral de la suture (fig. 428) qui ne peut être qu'apomorphe. Les Keroplatinae montrent une répartition variée des états de caractères, dans l'une comme dans l'autre des deux tribus qui les composent. Chez les *Keroplatini*, seul *Cerotelion* montre un effacement prononcé de la suture, mais dorsal (fig. 439) ; un effacement ponctuel se manifeste aussi chez trois des quatre espèces de *Rocetelion* (fig. 901). Chez certains Keroplatidae, comme d'ailleurs chez la plupart des Ditomyiidae, la suture médiopleurale ne sépare plus, ventralement, le mésépisterne du mésépimère, mais bien du latérotergite. Cet état de caractère provient de la disparition partielle du mésépimère, et sera discuté quand nous étudierons ce pleurite.

A.2.2.6. Anépisterne.

Forme et fissuration. — L'anépisterne mésothoracique est représenté par une simple plaque chez les Mécoptères, où il est d'ailleurs incomplétement séparé du katépisterne, comme on peut le voir chez *Chorista* (fig. 1073), *Bittacus* (fig. 1074) et *Panorpa* (fig. 1075). Chez les Insectes de cet ordre, il peut être plus court que le katépisterne, comme c'est le cas de *Bittacus* et *Panorpa*, ou de taille équivalente (*Chorista*). D'après CRAMPTON (1925), *Chorista* fait partie des Mécoptères les plus primitifs, et il y a donc tout lieu de penser qu'à l'état plésiomorphe, ce pleurite est sensiblement de même taille que le katépisterne, dont il est incomplétement séparé. L'une des tendances évolutives des Mécoptères semble être la réduction de ce pleurite par désclérification de la marge antérieure, qui se confond alors avec la membrane péristigmatique. Ceci peut se voir dans les trois genres déjà mentionnés, ainsi que chez le Diptère Tanyderidae *Protoplasa*, fortement plésiomorphe par ailleurs, et également figuré par CRAMPTON (fig. 1076).

Chez les Diptères Nématocéres, il semble que deux phénoménes de membranisation puissent réduire la largeur et la hauteur de l'anépisterne, l'un à partir de la marge antérieure, l'autre à partir de la marge dorsale. Ces deux phénomènes s'observent très bien par exemple sur le Sciaridae représenté figure 1020. La membranisation dorsale se traduit par l'apparition d'une « fissure anépisternale » qui peut s'allonger jusqu'à couper en deux l'anépisterne, qui se divise ainsi en un anépisterne antérieur et un anépisterne postérieur. C'est le cas chez les Culicimorpha, les Blepharicerimorpha (*cf.* YOUNG, 1921 ; CRAMPTON, 1925, 1942), les Axymyiidae (WOOD, 1981a) et les Scatopsidae (DE SOUZA AMORIM, 1982a). Dans le cas des Culicidae, l'anépisterne postérieur n'est pas séparé du katépisterne, et CRAMPTON interprète ce fait comme une régression de la suture. Au contraire, CRAMPTON a montré que chez les Diptéres supérieurs l'anépisterne mésothoracique envahissait les aires membraneuses qui lui sont dorsales et antérieures, pour venir au contact du scutum et du prothorax.

L'étude des variations du pleurite en question chez les Diptéres montre donc le sens dans lequel doit être établie la polarité des morphoclines : plus l'anèpisterne est petit par rapport au katépisterne, plus il est apomorphe, et plus la fissure anépisternale est longue, plus elle est apomorphe. L'anépisterne est d'ailleurs grand et pourvu d'une fissure minuscule chez les Mycetophiloidea les plus primitifs, les Ditomyiidae. La fissure anépisternale est un peu plus longue chez les Diadocidiidae. Elle est de longueur relativement variable chez les Mycetophilidae, où elle peut être aussi courte que chez les Diadocidiidae, ou même absente, ce qui est le cas notamment de beaucoup de Mycetophilinae. Dans ce dernier cas, toutefois, l'anépisterne vient au contact du scutum, et il s'agit d'un autre morphocline, celui de la croissance dorsale, que l'on rencontre chez des Diptéres plus évolués. DE SOUZA AMORIM note à ce propos que les Scatopsidae ne semblent pas suivre la tendance générale des Nématocéres, puisque chez eux ce sont les sous-familles les plus

Source : MNHN, Paris

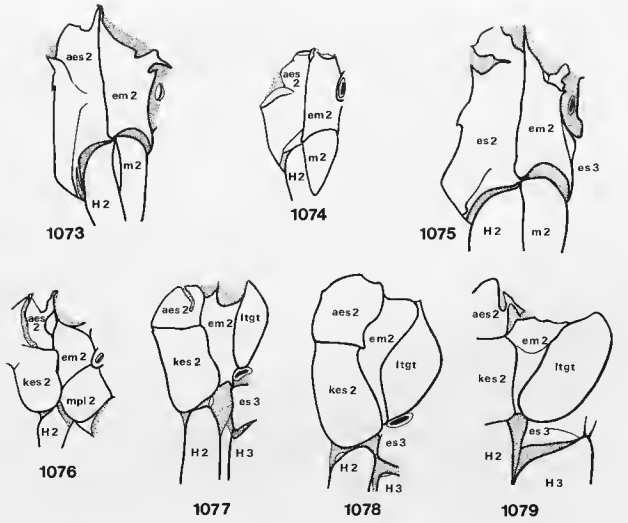


FIG. 1073-1079. — Vue latérale partielle du mésothorax et des hanches : 1073, *Choristа* (Mecoptera) ; 1074, *Bittacus* (d°) ; 1075, *Panorpa* (d°) ; 1076, *Protoplasa* (Diptera Tanyderidae) ; 1077, *Arachnocampa* (Keroplatidae) ; 1078, *Macrocera* (d°) ; 1079, *Keroplatus* (d°).
em 2 : mésépimère ; *es 2* : mésanépisterne ; *H I, II, III* : hanches I, II, III ; *m 2* : mèron 2.
Fig. 1073-1076 d'après Crampton (1925), simpl. et mod.

primitives qui possèdent une fissure anépisternale complète. Peut-être son absence chez les Scatopsinae provient-elle d'un phénomène du même type que celui des Mycetophilinae. La fissure anépisternale est bien développée chez les Sciaridae (*cf.* fig. 1020). Quant aux Lygistorrhinidae, ils peuvent avoir une fissure ou non, ce dernier cas étant en particulier celui du genre plésiomorphe *Palaeognoriste*, fossile oligocène et actuel (*cf.* fig. 1016).

SHAW (1948b) a interprété la présence d'une fissure anépisternale comme une plésiomorphie. Ceci résulte d'une hypothèse de phylogènie des familles de Mycetophiloidea que je considère réfutée (voir p. 384), où les Sciaridae, les Bolitophilidae et les Keroplatidae sont tenus comme les plus plésiomorphes de la superfamille, les Ditomyiidae étant considérés comme plus apomorphes que les Keroplatidae. SHAW & SHAW (1951) semblent être revenus implicitement sur la nature plésiomorphe de cette fissure.

L'état de celle-ci est très variable au sein des Keroplatidae ; elle peut être absente, courte ou longue. Cependant, si elle est présente chez les Arachnocampinae et tous les Keroplatinae examinés, elle est absente chez tous les Macroce-

Source : MNHN, Paris

rinae. Si l'interprétation émise ici est correcte, la fissure anépisternale a donc dû apparaître à deux reprises au moins chez les Keroplatidae. En tout cas, la disparition de cette fissure s'est certainement produite indépendamment à de nombreuses reprises chez les Mycetophiloidea, et sa signification phylogénétique est donc de portée limitée. Chez tous les Keroplatidae, l'anépisterne est nettement plus court que le katépisterne, un seul genre, *Robsonomyia*, faisant exception. Dans son cas, l'anépisterne est presque aussi long que le katépisterne, et cet état coexiste avec une réduction des zones membraneuses péristigmatiques (fig. 422) ; il est permis de se demander s'il ne s'agit pas là d'une croissance dorsale de type mycétophilidien, et donc d'une apomorphie.

J'ai déjà discuté (p. 378) du raccourcissement de l'anépisterne à propos des Lygistorrhinidae, et énuméré les Mycetophilidae et les Keroplatidae chez lesquels cette apomorphie était apparue. Je rappellerai seulement ici qu'elle se présente chez les *Keroplatini* des genres *Keroplatus* (fig. 27), *Hikanoptilon* (fig. 641), *Mallochinus* (fig. 738) et *Paracerotelion* (fig. 812).

Ciliation. — Ce caractère varie beaucoup chez les Mycetophiloidea, comme d'ailleurs dans l'ensemble des Bibionomorpha. Ainsi, dans la section la plus primitive de ces derniers, celle des Pachyneuriformia, l'anépisterne est cilié chez les Axymyiidae (WOOD, 1981a) et dénudé chez les Pachyneuridae (WOOD, 1981b). Chez les Scatopsoidea, les Canthyloscelidae, les Scatopsidae Ectaetinae et les Psectrosciarinae du genre *Psectrosciara*, l'anépisterne est entièrement couvert de soies (DE SOUZA AMORIM, 1982a). Comme ces derniers taxa sont les plus primitifs des Scatopsidae, DE SOUZA AMORIM est amené à penser qu'il s'agit du plan de base du groupe. D'après lui, dans les formes plus évoluées, les soies disparaissent d'abord à la partie antéroventrale, puis à la marge opposée. La présence de nombreuses soies dans certains genres fortement apomorphes serait le fait d'une apparition secondaire, tandis que la perte de la ciliation se serait produite « un nombre énorme de fois » au cours de l'évolution des *Scatopsini*.

En ce qui concerne les Mycetophiloidea, leur famille la plus primitive, celle des Ditomyiidae, montre aussi une ciliation variable. Ainsi, l'anépisterne est nu chez *Ditomyia* et *Rhipidita*, cilié chez *Symmerus* et *Australosymmerus*. Chez ce dernier genre, il y a même apparition de soies modifiées dans leur taille et leur couleur (MUNROE, 1974). Chez les Diadocidiidae, l'anépisterne est dénudé chez *Diadocidia s. str.* et cilié dans le sous-genre *Adidocidia* (LAŠTOVKA & MATILE, 1972). La variation est la même dans tout le reste de la superfamille, avec de fortes soies modifiées chez les Mycetophilidae *Mycetophilini*. TUOMIKOSKI (1966b) se prononce expressément sur l'état apomorphe des fortes soies anépisternales de cette dernière tribu et chez les *Exechtini* du genre *Cordyla*, mais ne formule pas d'hypothèses sur le cas des soies ordinaires.

Au vu de la répartition de ce caractère, je suis d'avis que la ciliation de l'anépisterne des Mycetophiloidea a suivi la même évolution que celle des Scatopsoidea. Les Keroplatidae ne montrent jamais de soies modifiées, mais seulement des microchètes dorsaux ou antérodorsaux, dont on considérera que plus ils sont nombreux, plus l'état du pleurite est plésiomorphe, l'autre extrême du morphocline étant évidemment la dénudation de l'anépisterne. Comme chez les Scatopsoidea, les macrochètes les derniers à disparaître sont ceux situés le long de la marge dorsale. L'anépisterne d'*Arachnocampa* est dénudé (fig. 20), tandis que tous les Macrocerinae possèdent au moins un ou deux cils dorsaux. Chez les *Keroplatini*, le caractère est variable : dénudation chez *Ctenoceridion* (fig. 496), *Euceroplatus* (fig. 522), *Nauarchia* (fig. 748), *Platyroptilon* (fig. 845) et *Xenokeroplatus* (fig. 980), ciliation plus ou moins étendue chez les autres genres. Il en va de même chez les *Orfelinii*, comme on peut le voir sur les figures 1063-1065, où *Orfelia* et *Truplaya* ont l'anépisterne nu, tandis qu'il est cilié chez *Ralytupa*. De même que chez les Scatopsoidea, la dénudation de l'anépisterne a dû se produire à de très nombreuses reprises ; cette apomorphie n'est sans doute significative qu'au niveau infragénérique.

A.2.2.7. Stigmate antérieur.

Le stigmate antérieur ne semble porter qu'un seul caractère significatif, portant plus exactement non sur lui-même, mais sur les microchètes qui l'entourent. Ceux-ci sont toujours fins et dressés, mais certains de ces cils sont modifiés en soies sombres et plus épaisses chez les *Keroplatus*

Source : MNHN, Paris

du groupe *militaris*. Cet état de caractère est unique chez les *Keroplatini*, et n'existe que chez quatre des genres d'*Orfeliini* examinés : *Neoplatyura, Ralytupa, Rutylapa* et *Taulyrpa*. Il sera considéré comme apomorphe sur la base du critère de rareté.

A.2.2.8. Épimère.

Ce pleurite peut être large ventralement, entre katépisterne et latérotergite, ou plus ou moins rétréci. Chez les Mécoptéres, l'épimére a la forme d'une plaque verticale de largeur á peu prés uniforme (*cf.* fig. 1073-1075) ; il n'y a pas de doute que cet état soit le plus plésiomorphe chez les Diptères. C'est d'ailleurs le plus répandu chez les Nématocéres, si l'on en juge par les illustrations de YOUNG (1921) et de CRAMPTON (1925). Par conséquent, plus l'épimére sera rétréci ventralement, plus il sera tenu pour apomorphe. Au sein des Keroplatidae, il n'y a que chez *Arachnocampa* où la partie ventrale de ce pleurite soit presque aussi large que la dorsale : cet état est évidemment le plus plésiomorphe (comparer fig. 1077-1079).

On a déjá discuté le terme de ce morphocline, oú la partie ventrale de ce sclérite vient á disparaître, au sujet des rapports de parenté éventuels entre Lygistorrhinidae et Keroplatidae (p. 378). Je rappellerai simplement que cette disparition s'est produite non seulement chez les Lygistorrhinidae, mais aussi chez la plupart des Ditomyiidae, ainsi que chez *Vockerothia* (fig. 393) et *Micrepimera* (fig. 415) pour les Keroplatidae Macrocerinae, et *Nauarchia* (fig. 748) pour les Keroplatinae *Keroplatini*. Chez *Vockerothia* et *Nauarchia*, cette disparition s'accompagne d'un élargissement dorsal empiétant sur le katépisterne. Cette tendance évolutive s'est donc réalisée au moins á deux reprises chez les Keroplatidae. Les trois genres qui l'ont subie en représentent d'ailleurs trois étapes, la premiére étant celle de *Nauarchia*, oú katépisterne et latérotergite ne se touchent que sur une courte distance, la suivante étant celle de *Vockerothia* et l'ultime celle de *Micrepimera*, oú ne subsiste du mésépimére qu'un tout petit fragment subalaire.

On notera une autre apomorphie de l'épimére mésothoracique, unique á ma connaissance, chez *Vockerothia* (fig. 393). La pleure y montre en effet que ce sclérite, absent ventralement, est large dorsalement. Il ne peut s'agir ici, en ce qui concerne la partie dorsale, de la persistance de l'état plésiomorphe tel qu'il se présente chez les Mécoptéres et les Nématocéres primitifs : en effet, cette partie large est profondément encastrée dans le katépisterne, qui se trouve ainsi fortement réduit dans sa moitié dorsale, structure que je n'ai jamais rencontrée chez un autre Mycetophiloidea. Il s'agit lá d'une forte autapomorphie du genre. Enfin, une réduction générale de la largeur et de la hauteur de ce pleurite existe chez *Setostylus* (fig. 916).

A.2.3. Métathorax.

Les parties métathoraciques qui nous intéressent ici sont le métépisterne et le métépimére, le métanotum étant extrêmement réduit chez les Mycetophiloidea. Dans cette superfamille, le métépisterne est toujours beaucoup plus grand que le métépimére, et les deux pleurites varient en même temps : ils seront donc étudiés ensemble.

Forme. — Chez les Trichoptéres, les Mécoptéres et nombre de familles de Diptéres Nématocéres moins évolués que les Mycetophiloidea (Tipulidae, Trichoceridae, Tanyderidae, Psychodidae, Anisopodidae, etc. *cf.* fig. 1080-1081), le métépisterne est au moins deux fois plus haut que large, parfois beaucoup plus ; il en va de même pour le métépimére (voir YOUNG, 1921 ; CRAMPTON, 1925, 1942). Il s'agit donc de leur état plésiomorphe, et l'on tiendra que plus l'ensemble métépisterne + épimère est court, plus il est apomorphe. L'extrême de ce morphocline est réalisé chez certains Mycetophilidae de la tribu des *Mycetophilini*, tels *Platurocypta*, oú le métépisterne est réduit á une étroite bande transverse, tandis qu'il ne subsiste du métépimére qu'un minuscule sclérite (fig. 1087). Cet état de caractère se présente aussi chez un seul genre de Mycetophilidae Sciophilinae, *Cycloneura*, ce qui est d'ailleurs l'une des raisons pour lesquelles SHAW & SHAW (1951) ont proposé d'établir la tribu des *Cycloneurini*.

La largeur de la pleure métathoracique est corrélée avec celle de la hanche correspondante, et celle des Mycetophiloidea est naturellement élargie par rapport á des groupes dont

Source : MNHN, Paris

les hanches sont moins développées (comparer fig. 1080-1081 et 1082-1087). On notera que dans cette superfamille, c'est le métépisterne seul qui croît en largeur, le métépimère gardant son état plésiomorphe de pleurite étroit (il existe un faible élargissement du métépimère chez certains *Orfeliini*). On a vu que les Lygistorrhinidae et les Sciaridae conservaient un état relativement plésiomorphe du métépisterne (fig. 1082-1083). C'est aussi le cas des *Arachnocampa* (fig. 1084) et á un moindre degré des *Macrocera*, où il est aussi haut que large (fig. 1085), tandis que ce pleurite est fortement raccourci chez *Keroplatus* (fig. 1086).

La condition du métépisterne est cependant variable à l'échelon supragénérique chez les Macrocerinae. En effet, tandis que tous les *Macrocerini* ont ce pleurite au moins aussi large que haut, bien plus large que haut chez *Paramacrocera s. str.* (fig. 373), les *Robsonomyiini* ont conservé un métépisterne plus haut que large ; ceci est particulièrement net chez *Micropimera* (fig. 415). Par contre tous les Keroplatinae ont un métépisterne nettement plus long que haut (pour les *Orfeliini*, voir par ex. fig. 1060, 1063-1065).

Ciliation. — Chez les Scatopsidae et les Canthyloscelidae, DE SOUZA AMORIM (1982a) souligne combien il est difficile de préciser quel est l'état primitif, cilié ou nu, du métépisterne, cette région du thorax étant fortement soumise au parallélisme. L'auteur brésilien constate cependant que les formes les plus primitives présentent un groupe dorsal de soies métépisternales et suggére qu'á partir de cet état plusieurs tendances ont pu se manifester : extension des soies

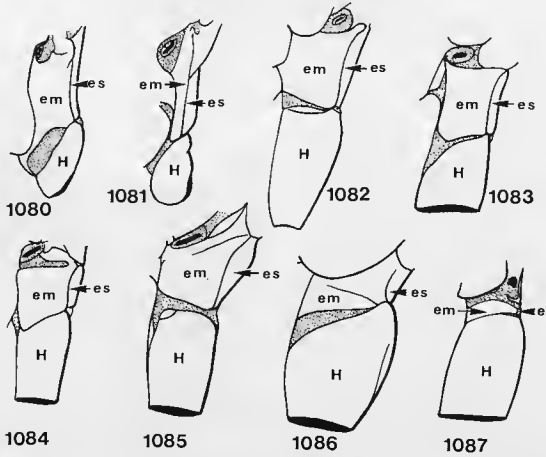


FIG. 1080-1087. — Vue latérale partielle du métathorax et des hanches : 1080, *Trichocera* (Trichoceridae) ; 1081, *Axymyia* (Axymyiidae) ; 1082, *Lygistorrhina* (Lygistorrhinidae) ; 1083, *Bradysia* (Sciaridae) ; 1084, *Arachnocampa* (Keroplatidae) ; 1085, *Macrocera* (d°) ; 1086, *Keroplatus* (d°), 1087, *Platurocypta* (Mycetophilidae).
em : épimère ; *ep* : épisterne.
Fig. 1080-1081 d'aprés Crampton (1925), mod. ; fig. 1082 d'aprés Thompson (1975), mod.

Source : MNHN, Paris

à tout le pleurite, ou au contraire limitation à la partie antérieure de la zone dorsale, enfin disparition totale, cette dernière s'étant produite á de très nombreuses reprises.

Ceci est plus ou moins en accord avec les tendances évolutives notées pour le reste du thorax, encore que l'on pourrait se demander si le cas des genres *Ectaetia* et *Psectrosciara*, où tout le métépisterne est cilié, ne serait pas l'état plésiomorphe : le morphocline serait plus économique s'il ne se développait que par disparitions successives. Quoi qu'il en soit, parmi les taxa étudiés ici, un seul genre, *Placoceratias*, possède un métépisterne cilié (fig. 820), ainsi que les espéces non holarctiques de *Keroplatus*. Chez les *Orfeliini*, de rares genres montrent également ce caractère : *Pyrtaula, Ralytupa* (fig. 1065), *Rutylapa, Tamborinea* (fig. 1060) et *Taulyrpa*. La ciliation du métépisterne est également rare chez les autres Mycetophiloidea, oú elle intéresse quelques genres de Mycetophilidae Sciophilinae et Mycetophilinae. Le métépimére est cilié seulement chez les *Macrocera* du groupe *nobilis* (VOCKEROTH, 1976), dont certaines espéces portent aussi quelques soies métépisternales. Tous les autres Keroplatidae ont le métépimére dénudé.

En fonction de l'hypothèse de DE SOUZA AMORIM pour les Scatopsoidea, et compte tenu des tendances évolutives thoraciques déjá mises en évidence chez les Mycetophiloidea, la ciliation du métépisterne sera tenue comme plésiomorphe. Étant le fait respectivement d'un seul genre et d'un seul groupe d'espèces, elle n'aura d'ailleurs pas beaucoup à être prise en compte dans les analyses phylogénétiques. Si la polarité du morphocline a été bien établie, la dénudation de ces pleurites a dû se produire á plusieurs reprises dans le groupe.

A.3. PATTES

DE SOUZA AMORIM (1982a) souligne à propos des Scatopsidae combien l'analyse des caractéres des pattes est difficile, la majeure partie de leurs modifications étant graduelles, soumises au parallélisme et aux variations secondaires masquant les synapomorphies éventuelles. Il en va de même pour les Mycetophiloidea, comme je l'ai déjá fait remarquer au chapitre morphologique. J'ai cependant pu mettre en évidence un certain nombre de tendances évolutives de ces appendices, qui sont énumérées ci-dessous.

A.3.1. HANCHES

A.3.1.1. **Longueur.**

L'allongement des hanches est une autapomorphie des Mycetophiloidea, et il serait tout simple de dire que plus les hanches sont longues, plus elles sont apomorphes. Mais ROHDENDORF (1964) et HENNIG (1973) ont déjà suggéré que les hanches relativement courtes des Sciaridae et des Bolitophilidae étaient sans doute le fruit d'une régression. Ils n'ont cependant pas argumenté cette hypothése, que les comparaisons « hors-groupe » ne permettent pas de tester, puisque nous sommes en présence d'une autapomorphie. Nous disposons heureusement de fossiles susceptibles de nous éclairer.

Le plus ancien Mycetophiloidea fossile que l'on puisse rapporter avec certitude aux familles actuelles est le Keroplatidae *Schlueterimyia cenomanica* Matile, du Crétacé moyen [57]. L'échantillon, incomplet, a cependant fort heureusement gardé la face postérieure de la troisiéme hanche gauche (fig. 1088). Celle-ci est aussi longue que le scutellum et le médiotergite ensemble (ce dernier étant dans sa condition plésiomorphe, c'est-á-dire bien développé en hauteur et vertical). Comme par ailleurs cette longueur de hanche est de loin la plus commune dans les représentants fossiles plus récents, et actuels, de la famille, il y a tout lieu de penser qu'il s'agit là de son état plésiomorphe. Enfin, dans la trés grande majorité des Keroplatidae actuels, les hanches I

57. Les hanches paraissent courtes chez *Mangas exilis* Kovalev, Mycetophiloidea du Crétacé inférieur, du moins si l'on en juge par la figure ; cette partie du fossile n'est pas bien conservée.

Source : MNHN, Paris

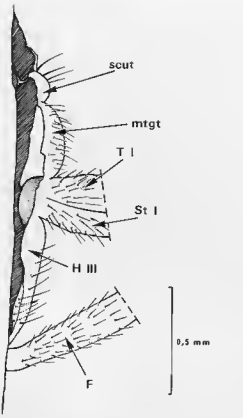


FIG. 1088. — Partie antérieure de l'holotype de *Schlueterimyia cenomanica* Mat.
F : fémur ; *H III* : hanche III ; *mtgt* : médiotergite ; *scut* : scutellum ; *St I* : sternite abdominal I ; *T I* : tergite abdominal I.

et II sont au moins égales à la longueur des hanches III, et il est légitime (mais non certain) de penser que l'allongement visible sur les hanches postérieures de *Schlueterimyia* intéressait aussi les deux autres paires. C'est cette condition qui règne chez les Keroplatidae Keroplatinae éocènes-oligocènes que j'ai pu examiner : les genres encore actuels *Platyura* et *Palaeoplatyura*, ainsi que quelques genres de position douteuse (en raison de l'état des pièces) ou inédits. Chez les Ditomyiidae, dont je rappelle qu'ils sont les plus primitifs des Mycetophiloidea actuels, les trois paires de hanches sont également de même longueur, atteignant au moins la hauteur médiotergite + scutellum, tant chez leurs représentants actuels que chez la seule espèce fossile connue, de l'ambre de la Baltique (*Symmerus balticus* Edwards). Il en va de même pour les Diadocidiidae (dont on ne connaît pas de fossile).

La conclusion s'impose que dans leur état plésiomorphe les Mycetophiloidea ont toutes les hanches de même longueur et au moins égales à celle du scutellum et du médiotergite ensemble. La tendance évolutive la plus commune dans la superfamille a été celle du raccourcissement, et à ce titre ce caractère doit être tenu pour une apomorphie soumise au parallélisme, non seulement chez les Sciaridae, comme l'avait pensé Hennig, et chez les Bolitophilidae, mais aussi dans d'autres familles, où quelques genres le possèdent, telles les Keroplatidae et les Mycetophilidae. La hanche antérieure est déjà raccourcie au Miocène chez le Keroplatidae *Orfeliini Proapemon infernus* Melander. Il existe un raccourcissement, plus ou moins prononcé, chez les *Keroplatini* des genres *Euceroplatus* (fig. 522), *Hikanoptilon* (fig. 539), *Nauarchia* (fig. 748), *Placoceratias* (fig. 820), *Tergostylus* (fig. 945) et *Xenokeroplatus* (fig. 980).

Les Keroplatidae Macrocerinae représentent cependant un cas particulier : chez tous leurs représentants actuels comme chez les fossiles de l'Éocène-Oligocène (*Kelneria*, et les genres *Macrocera* et *Hesperodes*, qui existent encore de nos jours), les hanches antérieures sont encore plus longues que les médianes et les postérieures. L'allongement se serait donc poursuivi aux hanches I chez cette sous-famille, tandis qu'il s'arrêtait chez les autres (mais on notera que quelques genres de *Keroplatini* : *Ctenoceridion*, *Duretina*, *Heteropterna* et *Mallochinus*, montrent un léger allongement par rapport aux II-III). Ce caractère doit faire partie du plan de base des Macrocerinae, et en représenter une apomorphie.

En ce qui concerne les hanches postérieures, le fait qu'elles soient nettement plus courtes que l'ensemble scutellum + médiotergite sera considéré comme une apomorphie. C'est le cas de *Macrocera* (fig. 23) chez les *Macrocerini*, de *Micropimera* (fig. 415) chez les *Robsonomyiini* et d'*Heteropterna s. str.* (fig. 545) chez les *Keroplatini*. Que cet état se présente dans trois tribus différentes montre qu'il fait partie des tendances évolutives de la famille ; il ne s'est toutefois pas réalisé chez les *Orfeliini*.

Source : MNHN, Paris

A.3.1.2. **Élargissement.**

Les hanches des Mécoptères, comme celles de la plupart des Diptères, sont à la fois courtes et étroites (voir p. ex. YOUNG, 1921 ; CRAMPTON, 1925), et il y a toutes raisons de penser que, comme le premier, le deuxième caractère est plésiomorphe. Il se présente, chez les Mycetophiloidea, dans les familles les plus primitives, Ditomyiidae et Diadocidiidae, comme dans la plupart des autres genres connus. Dans le cas de raccourcissement des hanches postérieures, il y a parfois en corrélation un élargissement que l'on peut constater chez le *Robsonomyiini Micrepimera* (fig. 415). Ce phénomène est également visible chez de nombreux genres de Mycetophilidae Mycetophilinae (*cf.* SHAW & SHAW, 1951) ; cet état de caractère sera bien entendu considéré comme apomorphe. Les hanches III sont spectaculairement épaissies, et à un moindre degré, les I et II, chez *Keroplatus tipuloides* Bosc (fig. 27), mais ce caractère n'apparaît pas chez les autres espèces du genre.

A.3.1.3. **Ciliation.**

DE SOUZA AMORIM (1982a) note la haute variabilité de la répartition des soies coxales des Scatopsidae, non seulement selon les genres, mais encore d'une paire de banches à l'autre, et remarque que la pubescence n'apparaît que dans les groupes les plus évolués. Il en va de même chez les Mycetophiloidea, où les Ditomyiidae et les Diadocidiidae ne possèdent que des macrochètes dispersés. La pubescence coxale sera donc considérée comme une apomorphie. Elle n'intéresse d'ailleurs que *Hesperodes* (fig. 331) chez les Macrocerinae *Macrocerini* et *Keroplatus* (fig. 27) chez les Keroplatinae *Keroplatini*. Un état intermédiaire est représenté par des macrochètes plus courts et plus serrés, tels qu'ils se présentent chez d'assez nombreux *Keroplatini*, comme *Cerotelion* (fig. 439) ou *Hikanoptilon* (fig. 641) ; il s'agit sans doute d'une apomorphie moins prononcée, mais cet état de caractère étant de nature clinale, il n'en sera pas tenu compte au niveau générique.

Par contre *Schlueterimyia* démontre sans ambiguïté que la présence de longues soies postérieures sur toute la longueur de la hanche III (fig. 1088) est une plésiomorphie (on ne possède pas de données sur les hanches I-II de ce genre). Comme les Arachnocampinae, les Macrocerinae de la tribu des *Macrocerini*, ainsi que quelques Keroplatinae possèdent des soies postérieures aux trois paires de hanches, il est permis de penser qu'il s'agit de l'état plésiomorphe. On considérera donc que moins il y a de soies coxales postérieures, plus les hanches sont apomorphes. Aucun Keroplatidae actuel ne possède comme *Schlueterimyia* des soies coxales sur toute la hauteur de la face postérieure. Le genre éocène-oligocène *Kelneria* a déjà perdu les soies postérieures II-III, alors que ses contemporains *Macrocera* et *Hesperodes* les ont conservées jusqu'à nos jours. Le morphocline semble se diriger de l'arrière vers l'avant, seul le Macrocerinae *Micrepimera* n'ayant perdu que les soies postérieures de la hanche I. Tous les *Keroplatini* ont cependant perdu toutes leurs soies coxales postérieures II-III, sauf *Keroplatus*, certains *Rocetelion* et la plupart des espèces de *Cerotelion*.

A.3.2. FÉMURS

Les fémurs subissent peu de modifications chez les Keroplatidae, où ils ne s'épaississent jamais comme chez certains Mycetophilidae (p. ex. *Epicypta*). Trois modifications du plan de base ont cependant été observées.

La première consiste en une modification de certaines soies ventrales en spinules plus sombres et plus épaisses chez les mâles de quelques espèces de *Macrocera* (fig. 47 ; epv). Ce caractère est unique chez les Keroplatidae, et à ma connaissance chez les Mycetophiloidea. Il est sans doute lié à quelque comportement sexuel et ne peut qu'être apomorphe. On n'en tiendra cependant pas compte ici, le genre *Macrocera* n'ayant pas pu être révisé dans le présent travail.

La deuxième concerne la présence de soies ventrales nettement plus longues que les dorsales (fig. 39, 47, 51), également une apomorphie si l'on considère l'état de *Schlueterimyia* et de la plupart des Nématocères les moins évolués. Le caractère est cependant réparti à peu près également entre états plésiomorphe et apomorphe, que ce soit chez les Macrocerinae ou les Keroplatinae. Il varie aussi de façon clinale, à partir de soies ventrales à peine plus longues que les

Source : MNHN, Paris

dorsales jusqu'à plus du double de celles-ci ; il est donc malaisé à utiliser et ne sera employé qu'au niveau spécifique.

Enfin, il existe chez la plupart des taxa examinés des bandes « dénudées » (la micropilosité habituelle demeure), qui sont ventrales, antéroventrales ou postéroventrales. Elles vont de bandes très étroites à des bandes très larges, ce dernier état se présentant notamment chez *Micrepimera* dans les *Macrocerini*, et *Xenokeroplatus* chez les *Keroplatini*. Seuls font exception les *Macrocerini* du genre *Hesperodes* et les *Keroplatini* du genre *Paracerotelion*, qui sont dépourvus de toute bande dénudée. Ces bandes ne sont pas signalées chez les Nématocères primitifs et leur présence semble donc apomorphe. Elles sont cependant hautement variables. Ainsi, dans le genre *Keroplatus*, peuvent-elles être absentes, ou présentes seulement sous les fémurs II (ce cas est aussi celui d'*Hikanoptilon*), sous les fémurs II-III ou sous tous les fémurs, selon les espèces. C'est donc seulement au niveau spécifique qu'elles seront prises en compte.

A.3.3. Tibias

A.3.3.1. Microchètes.

Les microchètes tibiaux des Keroplatidae peuvent être disposés uniformément (fig. 49) ou s'aligner en rangées régulières (fig. 52, 54), avec tous les intermédiaires possibles en ce qui concerne la longueur des zones régulières. On a déjà abordé ce caractère au sujet des Lygistorrhinidae (p. 376), et il a déjà été souligné que la disposition irrégulière des microchètes était une plésiomorphie (Thompson, 1975 ; Matile, 1984a). Cet état de caractère est en effet le plus répandu chez les Nématocères, et c'est aussi celui de *Schlueterimyia*. Au sein des Mycetophiloidea, la disposition régulière des microchètes tibiaux est apparue à de nombreuses reprises (elle est précédée de celle des protarses, jamais irrégulière dans les groupes étudiés ici). C'est l'une des autapomorphies des Mycetophilidae Mycomyinae, mais on la rencontre aussi chez certains Leiinae (*cf.* Matile, 1978b, où les variations dans cette sous-famille sont discutées), ainsi que chez tous les Mycetophilinae.

En ce qui concerne les Keroplatidae, cette apomorphie n'apparaît qu'une fois chez les Macrocerinae, dans le genre *Srilankana*, avec toutefois chez *Micrepimera* une courte rangée de microchètes allongés et plus dressés à l'apex des tibias postérieurs. Cinq genres de *Keroplatini* seulement ont conservé l'état plésiomorphe des microchètes tibiaux : *Cerotelion, Ctenoceridion, Heteropterna, Mallochinus* et *Paracerotelion*. Encore *Cerotelion* et *Paracerotelion* montrent-ils une tendance à l'alignement, à l'apex des tibias II-III chez les premiers, sur les deux tiers apicaux de la face externe des tibias II chez les derniers. Le morphocline est poussé plus loin avec l'apparition de microchètes plus épais et plus serrés formant des lignes noires et continues lorsqu'on les examine à faible grossissement

Fig. 1089. — Tibia postérieur de *Nicholsonomyia vespiformis* Tonn.

Source : MNHN, Paris

(fig. 52). C'est le cas chez *Euceroplatus, Hikanoptilon, Keroplatus, Neoceroplatus* et *Xenokeroplatus*. Il existe des états intermédiaires, par exemple dans le genre *Euceroplatus*, où le tibia I conserve des lignes indifférenciées, alors que les tibias II et III, eux, portent des rangées modifiées. Chez *Rocetelion*, les trois états de caractère sont présents á la fois : disposition irrégulière á la base des tibias II-III, rangées indifférenciées sur le reste du tibia I, rangées différenciées sur tout le tibia II et á l'apex du III (MATILE, 1988b). Jamais l'alignement ne débute á la base des tibias.

Les mêmes modalités se rencontrent chez les *Orfeliini*, où l'alignement des microchètes est toutefois moins répandu, de même que, lorsqu'ils sont alignés, l'apparition de rangées différenciées. Ce dernier cas n'existe que chez *Nicholsonomyia, Orfelia, Tylparua* et un genre péruvien inédit. Cette tribu nous montre cependant un phénomène surprenant chez les genres australasiens *Lutarpyella* et *Nicholsonomyia* (MATILE, 1988c) : les microchètes y sont disposés en rangées trés régulières, dont certaines différenciées, tandis qu'ils sont trés serrés et irréguliers á l'apex (fig. 1089). Chez tous les Mycetophiloidea, la formation en rangées est apicale, et non basale, et les microchètes irréguliers assez largement dispersés ; il devrait s'agir, dans le cas de ces genres par ailleurs fortement évolués, d'une apparition secondaire. C'est bien l'impression que donnent ces tibias, où il semble que les microchètes « mangent » les macrochètes.

Dans les analyses phylogénétiques, on considérera que plus les rangées régulières sont nombreuses, et plus elles comprennent de lignes différenciées, plus les tibias sont apomorphes.

A.3.3.2. Macrochètes.

Les Nématocères les plus primitifs, Tipulomorpha et Psychodomorpha, ont en régle générale les tibias dépourvus de macrochètes, et il s'agit donc très probablement là de l'état plésiomorphe. Des macrochètes tibiaux sont cependant présents chez les Psychodomorpha de la famille des Nymphomyiidae, et chez la plupart des Culicimorpha et des Bibionomorpha. Je pense donc que l'apparition de macrochètes tibiaux fait partie du plan de base de ces deux infra-ordres.

Des macrochètes tibiaux sont normalement présents chez tous les Mycetophiloidea, et á ce titre leur présence y est plésiomorphe. Le fossile crétacé *Schlueterimyia* montre d'ailleurs sur le seul tibia conservé, le postérieur, quelques soies antérieures et une rangée régulière de macrochètes dorsaux (fig. 434). Ces macrochètes peuvent disparaître dans certains groupes, ou au contraire se développer en fortes épines, par exemple chez les Mycetophilidae *Mycetophilini* : disparition comme allongement sont considérés comme apomorphes (voir notamment TUOMIKOSKI, 1966a). La répartition des macrochètes tibiaux des Mycetophiloidea indique que le plan de base est un « jeu complet » de quatre rangées, à peu prés antérieures, postérieures, dorsales et ventrales ; il semble que la dorsale, déjá présente chez *Schlueterimyia*, soit apparue la première, probablement par un processus de redressement et d'allongement des microchètes, tel qu'on peut le voir chez certains *Kelneria* de l'ambre de la Baltique ; à ce titre *Schlueterimyia* est plus apomorphe que *Kelneria*. Les tibias antérieurs montrent toujours moins de macrochètes que les médians et postérieurs ; il ne paraît pas possible pour le moment de dire s'ils ont été les premiers à disparaître ou s'ils n'ont jamais réalisé le « jeu complet ». Les fossiles nous montrent que si la plupart des Macrocerinae sont dépourvus de macrochètes tibiaux, il ne s'agit pas de la persistance chez eux de l'état plésiomorphe des Tipulomorpha, mais bien d'une régression. Les genres *Robsonomyia* et *Vockerothia* ne l'ont pas pleinement réalisée : ils possédent encore des macrochètes sur les tibias postérieurs, ce que nous considérerons comme une plésiomorphie.

La perte totale des macrochétes tibiaux demeure rare en dehors des Macrocerinae, puisqu'elle est limitée aux *Orfeliini* du genre chilien *Dolichodactyla*. Un seul genre de *Keroplatini, Xenokeroplatus*, a perdu presque tous ses macrochètes, dont ne demeurent que quelques postérieurs, ce qui représente évidemment une forte apomorphie. Par contre, la disparition de telle ou telle rangée est extrêmement courante chez les Keroplatinae, où elle varie souvent même à l'intérieur des genres (p. ex. chez *Euceroplatus, Heteropterna, Keroplatus, Setostylus,..*). Ce caractére est donc fortement soumis au parallélisme et ne sera employé qu'au niveau interspécifique.

Source : MNHN, Paris

A.3.3.3. **Éperons.**

La présence d'éperons tibiaux allongés et articulés est une autapomorphie des Mycetophiloidea ; l'étude des variations de ce caractère ne peut donc être menée par des comparaisons hors-groupe. On rappellera que HENNIG (1973) a suggéré que leur brièveté chez les Sciaridae était le fait d'une régression. J'ai déjà abordé ce problème au sujet des éperons courts des Macrocerinae (MATILE, 1984a). Dans cette publication, je soulignais que nous étions en présence d'une variation clinale de la longueur des éperons, et que les Ditomyiidae, bien plus primitifs que les Keroplatidae, en possédaient de longs, tout comme le Keroplatidae fossile *Schlueterimyia*. J'en concluais que l'ancêtre des Mycetophiloidea devait lui aussi porter des éperons allongés, et que cet état était donc plésiomorphe au sein de la superfamille. Aucun élément nouveau n'est venu depuis réfuter cette hypothèse, et l'on tiendra ici la brièveté des éperons, *a fortiori* leur absence, comme des états apomorphes.

L'étude des éperons des Mycetophiloidea montre que les externes II-III sont davantage sujets à la réduction, éventuellement à la disparition, que les internes. Seul le Keroplatidae *Orfeliini* chilien *Dolichodactyla* a tous ses éperons très fortement réduits, pratiquement absents (FREEMAN, 1951). Chez tous les autres Mycetophiloidea, l'éperon antérieur est toujours présent, plus ou moins développé. Les éperons externes II-III disparaissent rarement chez les Mycetophiloidea en général : *Pseudoalysiina* et certains *Tetragoneura* (CHANDLER, 1979) chez les Mycetophilidae, *Scatopsciara, Allopnyxia*, chez les Sciaridae. Par contre, ils disparaissent ou se réduisent très fortement chez un Keroplatinae *Keroplatini, Xenokeroplatus*, et de nombreux genres d'*Orfeliini* : *Lapyruta, Laurypta, Lutarpya, Micrapemon, Monocentrota* (fig. 1095), *Neoditomyia, Platyceridion, Proceroplatus, Rofelia, Taulyrpa* et *Trigemma*, genres qui ne sont pas tous étroitement apparentés, ce qui démontre que cette perte est une tendance évolutive des Keroplatinae, qui s'est réalisée à de nombreuses reprises.

Si la perte des éperons est facile à déceler en tant qu'apomorphie, il n'en va pas de même pour leurs variations de longueur. Les éperons des Mycetophiloidea peuvent aller en effet du quart de la largeur apicale du tibia au quadruple de cette largeur. On en voit quelques exemples figures 1090-1096, où l'état le plus avancé du morphocline est représenté par celui d'*Aspidiona* (fig. 1096), qui est aussi celui de beaucoup d'autres *Mycetophilini*. Dans ces conditions, il semble évident qu'il existe deux morphoclines opposés : réduction allant jusqu'à la disparition, et aussi allongement.

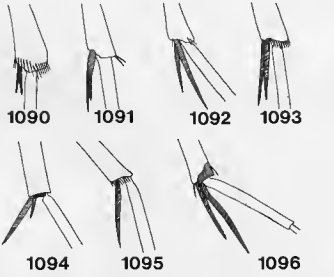


FIG. 1090-1096. — Éperons tibiaux : 1090, *Bolitophila* (Bolitophilidae) ; 1091, *Macrocera* (Keroplatidae) ; 1092, *Robsonomyia* (♂) ; 1093, *Platyura* (♂) ; 1094, *Keroplatus* (♂) ; 1095, *Monocentrota* (♂) ; 1096, *Aspidionia* (Mycetophilidae).

L'état le plus répandu dans la superfamille, et en particulier chez ses représentants les plus primitifs, est d'avoir l'éperon I environ aussi long que la largeur apicale du tibia, et les éperons internes et externes II-III à peu près doubles de cette largeur ; ce dernier cas est aussi celui du fossile crétacé *Schlueterimyia*. Ces proportions font sans doute partie du plan de base des Mycetophiloidea. Les variations à partir de ce plan de base, que ce soit dans le sens de la réduction ou dans celui de l'allongement, sont hautement clinales et de toute évidence soumises à de nombreux cas de parallélisme. En dehors des cas de disparition pure et simple, leur prise en compte dans les analyses phylogénétiques doit donc faire l'objet de la plus grande prudence, voire de la méfiance. Je me suis décidé à ne les utiliser que dans les cas suivants, correspondant très probablement à des apomorphies :

Source : MNHN, Paris

* Éperons I et externes II-III inférieurs à la moitié de la largeur apicale des tibias.
* Éperons internes II-III au plus 1,2 fois plus longs que cette largeur.
* Éperons internes II-III au moins triples de cette largeur.

Ce dernier état de caractère apparaît assez souvent chez les *Keroplatini*, le « record » étant tenu par les *Cerotelion*, chez lesquels les éperons internes atteignent quatre fois la largeur apicale des tibias correspondants.

Certains *Orfeliini* néotropicaux du genre *Lapyruta* présentent une modification très curieuse de l'éperon interne III. Chez l'espèce type, *L. fasciventris* (Williston), cet éperon se termine chez le mâle par une sorte de griffe noire (fig. 1097) ; l'éperon est normal chez la femelle. Une espèce inédite du Pérou est encore plus modifiée, l'éperon étant en palette (fig. 1098), tandis qu'une autre espèce de la même localité a des éperons normaux. Ce type d'éperon est unique chez les Mycetophiloidea.

FIG. 1097-1098. — Modifications de l'éperon tibial chez *Lapyruta* : 1097, *L. fasciventris* (Will.) ; 1098, espèce péruvienne inédite.

A.3.3.4. Crypte sensorielle et peigne antérieur.

Les tibias antérieurs des Mycetophiloidea portent le plus souvent, à l'apex, une zone plus ou moins déprimée, triangulaire ou ovale, renfermant des soies sensorielles denses, dont l'importance en systématique a été mise en évidence chez les Sciaridae par TUOMIKOSKI (1960). Cet auteur pense que l'existence de cette zone est l'une des meilleures preuves de la monophylie de la superfamille ; d'après lui, elle sert au nettoyage des antennes et des palpes (TUOMIKOSKI, 1966c). Cette zone, que j'appellerai crypte sensorielle, n'existe cependant pas chez les Ditomyiidae et n'apparaît, bien distincte, que chez les Diadocidiidae. Elle existe chez les Keroplatidae Arachnocampinae, la plupart des Macrocerinae, quelques Keroplatinae *Keroplatini* (seulement certaines espèces de *Cerotelion*), et de nombreux genres d'*Orfeliini*. La crypte est encore absente chez les Bolitophilidae et les Lygistorrhinidae, tandis qu'elle existe ou non, selon les genres, chez les Sciaridae et les Mycetophilidae. On ne peut donc, à mon avis, prétendre qu'elle représente une autapomorphie des Mycetophiloidea sans analyse plus précise. FREEMAN (1983) affirme que, chez les Sciaridae, elle peut être «remplacée » par un peigne antérieur. En fait, l'étude de ce caractère chez les Mycetophiloidea montre que le phénomène n'est pas si simple, ce qui nous contraint à étudier ensemble crypte sensorielle et peigne antérieur.

Notons d'abord que les Keroplatidae Arachnocampinae possèdent une crypte sensorielle profonde et remplie de soies irrégulièrement disposées, et pas de peigne antérieur (fig. 1099). Si l'on examine la zone sensorielle d'un Diadocidiidae, ou d'un Macrocerinae tel que *Robsonomyia*, on constate que la dernière rangée de soies sensorielles est allongée et disposée régulièrement, formant un peigne plus ou moins distinct (fig. 1100). Chez *Macrocera*, au contraire, la crypte est dépourvue de soies et seule persiste la dernière rangée, formant un peigne régulier (parfois plus serré que chez l'espèce représentée, *Macrocera lutea* Meigen ; fig. 1101). Chez un autre Macrocerinae, *Srilankana*, la crypte est petite, nue, et pourvue d'un peigne plus petit et plus serré, mais plus régulier, que chez *Macrocera* (fig. 1102). Enfin, chez *Keroplatus* (fig. 1103), il n'y a pas de crypte mais un véritable peigne formé de petites soies noires très serrées. *Hesperodes* réalise un cas particulier où les soies de la crypte sont modifiées en plusieurs rangées de petits peignes. On pourrait se demander s'il y a bien homologie entre la présence de peignes antérieurs sans cryptes et celle de peignes formés par la dernière rangée de soies de la crypte, si *Srilankana*, ainsi que certaines espèces de *Cerote-*

Source : MNHN, Paris

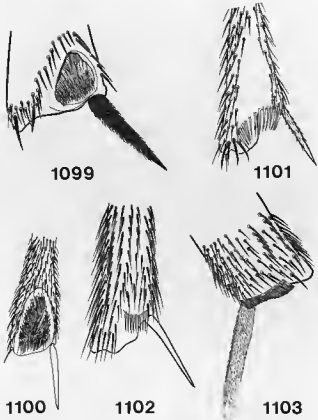


FIG. 1099-1103. — Cryptes et peignes tibiaux antérieurs chez les Keroplatidae : 1099, *Arachnocampa* ; 1100, *Robsonomyia* ; 1101, *Macrocera* ; 1102, *Srilankana* ; 1103, *Keroplatus*.

lion, ne montraient des états intermédiaires entre les deux cas.

Le morphocline suivant paraît donc logique : une crypte remplie de soies, mais sans peigne (*Arachnocampa*), puis crypte à dernière rangée modifiée en peigne (Diadocidiidae, Lygistorrhinidae, certains Macrocerinae), perte des soies non modifiées de la crypte (*Macrocera*), réduction de la zone dénudée (*Srilankana*, certains *Cerotelion*), enfin perte de la crypte et apparition d'un peigne serré (*Keroplatus* et autres, Bolitophilidae, de nombreux Mycetophilidae et Sciaridae).

La répartition de ces caractères chez les Ditomyiidae, les Keroplatidae, les Mycetophilidae et les Sciaridae, indique qu'ils ont été fortement soumis au parallélisme. Sans perdre de vue ce fait qui doit inciter à la prudence, on considérera donc chez les Keroplatidae que la présence d'une crypte bien développée est plésiomorphe, tandis que sa réduction et sa disparition sont apomorphes. De même, plus le peigne antérieur sera serré et régulier, plus il sera tenu pour apomorphe. Ceci est en accord avec l'hypothèse de THOMPSON (1975), selon laquelle la présence d'un peigne antérieur simple représenterait le plan de base des Mycetophiloidea, à cette nuance près que ce caractère n'est valable qu'à partir des Diadocidiidae. Lorsqu'elles sont présentes, les soies de la crypte sensorielle peuvent être particulièrement denses et donner à cette zone un aspect velouté, noir, brun, roux ou jaune d'or selon la couleur de ces soies. Ce caractère est utile en systématique, mais je n'ai pu en établir la polarité.

On notera une déviation du plan de base de la crypte sensorielle chez le Mycetophilidae néarctique *Synapha tibialis* (Coquillett), où elle s'allonge jusqu'à occuper les cinq septièmes de la longueur du tibia (JOHANNSEN, 1910 ; VOCKEROTH, 1981). Aucun allongement de ce type ne s'est produit chez les Keroplatidae. Enfin, il faut remarquer que les mâles de certains Mycetophilidae (*Tetragoneura, Ectrepesthoneura, Synapha, Coelophthinia, Polylepta* et *Speolepta*) possèdent sur les tibias II ou III des cryptes remplies de soies sensorielles (voir CHANDLER, 1979) ; elles sont très semblables aux cryptes antérieures des Keroplatidae. Liées au sexe et éloignées de l'apex du tibia (au premier ou au deuxième tiers), ces cryptes sont analogues, et non homologues, aux précédentes.

Le problème des Ditomyiidae n'est pas résolu ici : ils sont dépourvus de crypte, mais certains possèdent des peignes (*Symmerus, Australosymmerus*) et d'autres non (*Ditomyia, Rhipidita*). Les peignes sont-ils apparus *de novo* chez eux, sans passer par « l'état crypte », ou bien l'état des *Ditomyia* et des *Rhipidita* est-il le fruit d'une régression ? Dans cette dernière hypothèse, le cas des deux autres genres est-il homologue, par exemple, à celui de *Keroplatus* ? On notera que si l'hypothèse de TUOMIKOSKI (1966c) sur l'autapomorphie de la présence d'une crypte sensorielle chez les Mycetophiloidea est fondée, elle implique qu'elle a dû disparaître secondairement chez ces Ditomyiidae.

Le cas des Chironomidae et des Anisopodidae, phylogénétiquement éloignés mais montrant tous deux des peignes antérieurs non accompagnés de cryptes, semble indiquer que l'apparition de ces peignes fait partie du potentiel évolutif des

Source : MNHN, Paris

Diptères. Aucune crypte sensorielle n'a jamais été signalée à l'apex des tibias II et III, qui portent des peignes chez ces deux familles comme chez tous les Mycetophiloidea. Je serai donc tenté de croire que les peignes antérieurs serrés des *Symmerus* et des *Australosymmerus* sont apparus indépendamment, comme ceux des Chironomidae et des Culicidae. Dans ce cas, ils ne seraient pas réellement homologues de ceux des Keroplatidae, de même que les peignes médians et postérieurs de ces derniers ne seraient pas homologues à leurs peignes antérieurs. L'évolution de ces caractères n'a pas été suffisamment étudiée chez les Nématocères pour que l'on puisse trancher aujourd'hui en la matière.

A.3.3.5. Peignes médians et postérieurs.

J'ai déjà abordé le problème du plan de base des peignes des Mycetophiloidea après avoir découvert que, contrairement à l'opinion d'EDWARDS (1925), la présence de peignes antérieurs n'était pas l'apanage des seuls Macrocerinae (MATILE, 1982a). Cette sous-famille se distingue de presque tous les autres Mycetophiloidea par l'absence de peignes médian et postérieurs, caractère qu'elle ne partage en effet qu'avec les Lygistorrhinidae, comme l'ont fait remarquer TUOMIKOSKI (1966c) et THOMPSON (1975). La question se pose donc de savoir si l'absence de peignes II-III est apomorphe ou plésiomorphe. Il est facile d'y répondre en ce qui concerne les Lygistorrhinidae, puisque *Palaeognoriste*, fossile tertiaire que ni TUOMIKOSKI ni THOMPSON n'ont examiné, possède des peignes tibiaux très distincts : il y a tout lieu de penser que l'absence de ceux-ci chez les Lygistorrhinidae actuels est secondaire. Il n'en va pas de même pour les Macrocerinae, puisque les fossiles du Crétacé et du début du Tertiaire que nous connaissons sont dépourvus de peignes II-III comme les genres actuels. On pourrait donc légitimement penser que ces espèces n'ont jamais acquis de peignes, et donc que leur condition est plésiomorphe. On doit toutefois prendre en considération le fait que chez les Diadocidiidae et certains genres de Ditomyiidae (*Ditomyia, Rhipidita*, certains sous-genres d'*Australosymmerus*), il existe un peigne postérieur III très net, même s'il n'est pas formé de chétules serrés, et une rangée régulière de soies à l'emplacement des peignes antérieur III et postérieur II.

Par ailleurs, la présence de peignes tibiaux II-III est la plus répandue, non seulement chez les Keroplatidae, mais aussi chez les Mycetophiloidea, où nous avons la preuve paléontologique (*Palaeognoriste*) que leur absence chez les Lygistorrhinidae est le fait d'une régression. Il n'existe jamais de peigne antérieur II chez les Arachnocampinae, les Macrocerinae et les Keroplatinae *Keroplatini*. Par contre, on en trouve parfois un petit chez certains *Orfelini*, y compris chez *Palaeoplatyura*, un genre actuel mais déjà connu de l'ambre de la Baltique. On peut se demander s'il n'y a pas eu là aussi perte, à tout le moins chez les *Keroplatini*. Le morphocline le plus économique semble être le suivant : peigne postérieur III → peignes postérieurs II-III → peignes postérieurs II-III et peigne antérieur III → jeu complet de peignes.

Tous les Keroplatinae possèdent en outre un petit peigne supplémentaire, plus ou moins bien développé, entre les éperons internes et externes II-III. Dans cette sous-famille, le plan de base semble donc être un jeu complet de deux peignes postérieurs (II-III), un peigne antérieur (III) et deux peignes inter-éperons (II-III), le peigne antérieur II ayant été perdu chez les *Keroplatini* et certains *Orfeliini*. Chez les *Keroplatini*, le genre *Nauarchia* s'écarte de ce plan par le remplacement du vrai peigne postérieur III par une rangée de soies. Il est logique de penser qu'il s'agit d'une régression, de même que la réduction des peignes postérieurs II-III et l'absence d'antérieur III chez *Rocetelion*. Ces états de caractères seront donc considérés comme apomorphes, de même que la perte du peigne inter-éperon II chez *Xenokeroplatus*.

Il en ira de même pour l'état des Macrocerinae, où l'absence de tout peigne médian et postérieur sera interprétée comme une perte. C'est en effet l'hypothèse la plus économique : elle ne suppose que deux régressions, chez eux et chez les Lygistorrhinidae, alors que l'hypothèse contraire implique que ces peignes soient apparus indépendamment chez les Ditomyiidae, les Diadocidiidae, deux fois chez les Keroplatidae (Arachnocampinae et Keroplatinae), et au moins une fois dans le groupe Bolitophilidae + Mycetophilidae + Lygistorrhinidae (avec perte chez les représentants actuels de cette dernière sous-famille) et les Sciaridae. La conséquence logique

Source : MNHN, Paris

d'une telle hypothèse est que l'absence de peignes chez certains Ditomyiidae est aussi le résultat d'une perte. En définitive, on ne peut exclure que la Nature n'ait pas ici suivi la voie la moins économique, d'autant qu'il existe des peignes tibiaux, forcément apparus indépendamment, chez les Culicidae et les Anisopodidae.

A.3.3.6. **Forme.**

Chez la majorité des Keroplatidae, comme d'ailleurs des Mycetophiloidea, les tibias sont soit cylindriques allongés, soit légèrement et progressivement élargis de la base vers l'apex. Ce dernier état est probablement plus apomorphe que le premier, qui est le plus répandu chez les Nématocères, mais je n'en ai pas tenu compte dans les analyses en raison de sa nature clinale. Il existe cependant une modification (assez courante chez les Mycetophiloidea), qui consiste en un fort épaississement du tibia postérieur. Ce phénomène, bien entendu apomorphe, se présente dans deux genres de *Keroplatini* : *Ctenoceridion* et *Heteropterna*. Dans ces deux genres, l'épaississement peut se faire progressivement (fig. 490, 550, 631), ou bien brusquement, à partir du tiers apical (fig. 507, 549). Comme ce dernier état s'écarte plus fortement du plan de base des *Keroplatini* (élargissement progressif), il sera considéré comme plus apomorphe que le premier.

A.3.4. Tarses

Les tarses subissent tant de modifications chez les Diptères qu'il semble difficile de reconstituer leur plan de base, en dehors du fait que dans leur état le plus répandu ils sont minces et cylindriques. C'est notamment le cas chez les Nématocères les plus primitifs, et c'est aussi l'aspect que prennent les tarses II-III de *Schlueterimyia* (dont les pattes antérieures ne sont pas conservées). L'étude des tarses des Mycetophiloidea n'apporte aucun élément contredisant l'hypothèse selon laquelle l'état du fossile crétacé est bien l'état plésiomorphe de la superfamille. Comme par ailleurs le protarse I est le plus souvent plus long que les II-III, il devait sans doute en être de même chez *Schlueterimyia*.

Je considérerai donc jusqu'à plus ample informé que le plan de base des tarses des Mycetophiloidea est le suivant : tarses allongés, minces, cylindriques, le protarse I environ de la taille du tibia correspondant, les protarses II-III plus courts que leurs tibias respectifs. Microchètes irrégulièrement disposés, des macrochètes ventraux largement séparés, disposés en deux rangées régulières au moins sur les protarses II-III (ceci est déjà visible chez *Schlueterimyia*). Ces états de caractères sont les plus répandus chez les Keroplatidae. Les modifications de ce plan de base concernent la longueur (principalement aux tarses antérieurs), l'épaisseur et la disposition des microchètes et des macrochètes.

A.3.4.1. **Longueur du protarse I.**

Chez la plupart des Keroplatidae, le protarse I est aussi long, un peu plus long ou un peu plus court que le tibia correspondant. Le rapport de longueur protarse I/tibia I varie souvent de façon clinale à l'intérieur des genres, et il est d'ailleurs souvent utilisé dans les clés de détermination des espèces. Je n'ai donc tenu compte de ce caractère, au niveau générique, que lorsqu'il s'écartait très nettement de un. À ce niveau, seront donc interprétés comme apomorphes le raccourcissement du protarse antérieur lorsque ce rapport sera voisin de 0,5 et son allongement quand il sera voisin ou supérieur à deux.

Le raccourcissement est peu commun chez les Keroplatidae : il se produit chez quelques *Orfeliini* (par exemple certaines espèces de *Xenoplatyura*) et chez deux *Keroplatini* seulement, *Mallochinus* et *Tolletia*. Par contre, la plupart des Macrocerinae ont un protarse I plus court que le tibia, ce qui semble représenter une des tendances évolutives de la sous-famille ; elle n'est vraiment prononcée que chez *Angazidzia*, où le protarse est moitié moins long que le tibia.

Au contraire, la majorité des *Keroplatini* ont un protarse nettement plus long que le tibia, souvent double ou plus : *Duretina, Euceroplatus, Hikanoptilon, Placoceratias*, certains *Rocetelion*, et surtout *Xenokeroplatus*, où les tarses antérieurs sont plus longs que le corps de l'insecte, le protarse représentant à lui seul 3,6 à 4 fois la longueur du tibia chez le mâle. Exceptionnellement, chez ce genre, les protarses II et III

Source : MNHN, Paris

sont également de 1,5 á 2 fois plus longs que leurs tibias. Comme chez *Xenokeroplatus*, l'allongement des protarses chez *Arachnocampa* est plus prononcé chez le mâle que chez la femelle : 2,8 fois chez le premier, 2,2 chez la derniére.

A.3.4.2. **Épaisseur.**

Les tarses des Keroplatidae sont le plus souvent filiformes, mais il arrive que les protarses II et III, ou III seulement, s'épaississent fortement ; ceci ne se produit que chez les *Keroplatini*. C'est notamment le cas chez eux lorsque les tibias III eux-mêmes sont épaissis, et l'épaississement est alors souvent corrélé avec un raccourcissement pouvant aller jusqu'á la moitié de la longueur du tibia. Le cas se présente chez *Ctenoceridion* (fig. 490, 507) et *Heteropterna s. str.* (fig. 549-550). Cependant, les protarses III des *Heteropterna* du sous-genre *Scrobicula* ne sont pas épaissis ; il faut dire que l'épaississement des tibias eux-mêmes est bien moins prononcé que dans le sous-genre nominatif (fig. 631). L'élargissement des protarses III ne s'accompagne cependant pas forcément de celui des tibias : ainsi se présente-t-il chez *Setostylus*, *Platyroptilon* et *Tolletia* (où il intéresse également les protarses II).

A.3.4.3. **Microchétes.**

Comme sur les tibias, les microchétes des tarses des Keroplatidae peuvent être irrégulièrement disposés, ou en rangées régulières, dont certaines sont plus serrées. Bien entendu, le morphocline est ici le même que pour les tibias. Les Arachnocampinae et les Macrocerinae n'ont jamais de rangées régulières de microchétes tarsaux. C'est par contre le cas de tous les Keroplatinae sauf ceux du genre *Platyura*. Il est permis de se demander á ce propos si ce dernier genre ne représenterait pas le groupe-frére plésiomorphe des autres Keroplatinae.

A.3.4.4. **Macrochètes.**

On a déjá dit que *Schlueterimyia* possédait deux rangées régulières de macrochétes tarsaux ventraux. C'est aussi le cas de la grande majorité des Keroplatidae, et donc trés probablement l'état plésiomorphe. L'absence de ces macrochétes doit donc être interprétée comme une perte, et par conséquent comme une apomorphie. La disparition des macrochétes ventraux ne se produit que rarement, sauf chez les Macrocerinae, oú elle intéresse les genres *Angazidzia*, *Chiasmoneura*, *Chiasmoneurella*, *Macrocera* et *Srilankana*. Chez *Paramacrocera*, le sous-genre nominatif est dépourvu de spinules, alors que *Freemaniola* en montre quelques-unes, mais non disposées en rangées. Il n'y a pas de vrais macrochétes chez *Robsonomyia*, mais il y a des soies un peu plus longues que les microchétes : il s'agit sans doute d'étapes intermédiaires du morphocline conduisant á la perte de ces spinules, perte qui semble une tendance évolutive bien marquée de la sous-famille. Enfin, de tous les Keroplatinae examinés, seul le *Keroplatini Xenokeroplatus* est dépourvu de macrochétes ventraux, et donc fortement apomorphe sur ce point.

A.3.4.5. **Acropode.**

Deux caractéres significatifs ont été relevés sur les acropodes des Keroptidae ; la présence ou l'absence de pulvilles bien développées, et la taille plus ou moins grande des griffes.

A.3.4.5.1. Pulvilles.

Les pulvilles sont absentes chez les Nématocéres les moins évolués : Tipulomorpha et Psychodomorpha (HENNIG, 1973 ; MCALPINE, 1981), et extrêmement répandues chez les autres Diptéres. Il est vraisemblable que ces pulvilles représentent une autapomorphie de l'ensemble Culicimorpha + Bibionomorpha + Brachycera. À l'intérieur de ce groupe de parenté, leur présence est donc plésiomorphe. C'est donc le cas chez les Mycetophiloidea et en particulier les Keroplatidae. J'ai déjà fait remarquer que malgré l'opinion de VOCKEROTH (1981), tous les Mycetophiloidea n'étaient pas dépourvus de pulvilles. En effet, il en existe chez la plupart des Macrocerinae, y compris chez le fossile crétacé *Schlueterimyia*, où elles sont même particuliérement longues, puisqu'elles y atteignent prés de quatre fois la longueur des griffes.

Source : MNHN, Paris

La réduction des pulvilles apparaît donc chez tous les Mycetophiloidea (*cf. Arachnocampa*, fig. 43 ; *Keroplatus*, fig. 56) sauf la grande majorité des Macrocerinae (*cf.* fig. 50, *Macrocera*). Mais elle s'est produite aussi dans trois genres de cette sous-famille : *Hesperodes* (fig. 333), *Srilankana* et *Vockerothia*. Cette réduction est donc apparue au moins une fois dans chacune des sous-familles de Keroplatidae, probablement deux fois chez les Keroplatinae, car les pulvilles sont encore relativement bien développées chez les *Orfeliini* du genre *Platyura*. Il faut postuler aussi qu'elle est apparue indépendamment chez les Ditomyiidae, les Diadocidiidae et l'ensemble Bolitophilidae + Mycetophilidae + Lygistorrhinidae + Sciaridae.

A.3.4.5.2. Griffes.

Les griffes des Mycetophiliformia sont le plus généralement de taille moyenne (à peu près aussi longues que la largeur apicale du dernier tarsomère), fines et non spinuleuses á la base. Cet état, qui est par exemple celui de la plupart des Macrocerinae (*cf.* fig. 50) est sans aucun doute le plus plésiomorphe ; c'est d'ailleurs ainsi que se présentent les griffes de *Schlueterimyia*.

Chez le Macrocerinae *Vockerothia*, il apparaît à la base des griffes de fines denticulations. Elles deviennent beaucoup plus fortes par exemple chez *Arachnocampa* (fig. 44-46), et peuvent s'étendre à la quasi-totalité de la griffe, y compris sa face dorsale, comme chez *Keroplatus* (fig. 57). Ce morphocline peut se poursuivre par l'épaississement et la serrulation de la face interne de toute la griffe, chez les mâles seulement. Ce phénomène apparaît chez les *Keroplatini* des genres *Ctenoceridion, Duretina, Heteropterna* (surtout dans le sous-genre *Scrobicula*), *Hikanoptilon* (où les griffes sont par ailleurs presque aussi longues que le dernier tarsomére), *Paracerotelion, Placoceratias, Platyroptilon, Rocetelion* et *Tolletia*. Chez les *Orfeliini*, je ne l'ai noté que dans le genre *Rhynchoplatyura*. Ces différents états seront considérés comme de plus en plus apomorphes.

Une autre déviation du plan de base des griffes, et donc une apomorphie, est représentée par l'allongement, plus rare que la spinulation ou la serrulation. Il se produit surtout de façon nette chez *Arachnocampa*, oú il n'intéresse que les griffes antérieures (fig. 44) et, nous l'avons dit, chez *Hikanoptilon*. Les griffes s'allongent également chez quelques *Orfeliini* tels que *Lutarpya* (oú il y a également deux longues spinules sinueuses) et *Antriadophila*.

A.4. Aile

Les ailes fournissent chez les Diptères d'innombrables caractéres significatifs du point de vue phylogénétique, d'autant que ce sont le plus souvent les seuls organes conservés chez les formes fossiles pré-tertiaires. Nous disposons d'ailleurs de belles séries de celles-ci, débutant au Rhétien pour les Diptéres, au Jurassique pour les Mycetophiloidea et au Cénomanien pour les Keroplatidae (*Schlueterimyia*). De plus, Hennig (1954) a analysé avec rigueur l'évolution de l'aile des Diptéres, et en a souligné les principales tendances. L'interprétation des états plésiomorphes ou apomorphes des ailes des Keroplatidae, et des Mycetophiloidea, ne présente donc pas de difficultés majeures. En dehors de quelques points tels que la forme, la couleur, la ciliation, la présence ou l'absence d'alule, le principal de ce chapitre sera consacré á la nervation. Nous en examinerons d'abord les tendances générales, ce qui nous permettra de ne traiter que brièvement les différentes nervures, qui seront envisagées tour á tour. Bien qu'ils n'entrent pas directement dans les analyses phylogénétiques, j'évoquerai aussi les phénomènes de brachyptérisme et d'aptérisme chez les Keroplatidae, récemment découvert en ce qui concerne le premier, encore inédit pour le deuxième.

A.4.1. Forme

Si l'on étudie la forme des ailes fossiles des Diptéres (Rohdendorf, 1938 *et seq.* ; Hennig, 1954) et celle des ailes actuelles (p. ex. Hennig, 1954 ; Mc Alpine *et al.*, 1981), on constate que

Source : MNHN, Paris

chez les plus primitifs elles sont longues et étroites, avec un angle anal peu marqué : c'est la forme qu'elles ont dans le plan de base proposé par HENNIG (*cf.* fig. 16). Elles commencent à s'élargir, à se raccourcir et à présenter un angle anal proche de l'angle droit chez les Culiciformia, en particulier les Simuliidae et certains Ceratopogonidae et Chironomidae. C'est cet aspect qu'elles prennent le plus généralement chez les Bibionomorpha les moins évolués, les Bibionoidea et, chez les Mycetophiliformia, les Scatopsoidea. Nous considérerons donc que c'est là l'état plésiomorphe de l'infra-ordre ; c'est d'ailleurs celui du Macrocerinae *Schlueterimyia*. La plupart des *Macrocerini* conservent cet état, surtout les *Macrocera* (fig. 33, 339-346) ; seuls les genres *Paramacrocera* et *Vockerothia* montrent un angle anal arrondi (fig. 374, 385, 394).

La réduction du lobe anal s'est de toute évidence manifestée à plusieurs reprises, dans toutes les tribus composant les Keroplatidae. Chez les *Keroplatini*, elle est particulièrement manifeste chez *Duretina* (fig. 515), *Euceroplatus* (fig. 523), *Nauarchia* (fig. 749) et *Xenokeroplatus* (fig. 981), avec des états intermédiaires, comme *Rocetelion* (fig. 900). Il s'agit d'une tendance évolutive générale des *Orfeliini*, où elle semble atteindre son apogée chez *Cloeophoromyia*. Chez les *Keroplatini* la réduction du lobe cubital ne se produit que chez *Duretina*, *Xenokeroplatus* et *Nauarchia*.

A.4.2. Couleur

Si l'on met à part le cas du ptérostigma, qui fait partie du plan de base des Diptères, et qui a d'ailleurs disparu chez la plupart des Mycetophiloidea, il est évident que les taches alaires colorées représentent des apomorphies. Chez les Bibionomorpha, de véritables taches n'apparaissent que chez les Mycetophiloidea ; encore ne sont-elles pas communes, les ailes étant le plus souvent grisâtres ou jaunâtres. L'étude de ces taches dans la superfamille montre que l'état le plus fréquent est une ombre, ou une ou plusieurs taches, dans la région apicale ou subapicale. On considérera donc que plus l'aile est fortement tachée, et plus la coloration s'étend vers la base de l'aile, plus sont état est apomorphe. Ainsi, des marques grisâtres seront-elles tenues pour moins apomorphes que des taches brunes ou noirâtres, et une tache basale plus évoluée qu'une apicale. Le blanc, lorsque les nervures sont également blanches à son niveau, sera présumé lui aussi apomorphe. La coloration normale des nervures des Mycetophiloidea est en effet sombre, parfois jaune, jamais blanche ; il est donc logique que le blanc soit ici secondaire, et donc apomorphe.

Les ailes des Arachnocampinae ne sont jamais colorées, mais l'état est fréquent chez les Macrocerinae, où se distinguent surtout les *Chiasmoneura* (fig. 274-277, 291-296) et les *Macrocera* (fig. 339-346). Chez ces derniers la couleur et la disposition des taches permettent de reconnaître sans hésitation des groupes de parenté, dont les plus marqués sont celui de *M. ephaemaeroformis* Alexander (pl. h.-t., 6, fig. 340, *M. puncticosta* Edwards), avec sa marge antérieure jaune marqué de noir, qui regroupe des espèces afrotropicales et orientales, et le groupe de *M. ornata* Brunetti (fig. 341), formé de plusieurs espèces orientales. Chez les *Keroplatini*, les ailes à marge antérieure brune marquée de taches blanches bien délimitées sont caractéristiques de certains *Ctenoceridion* (fig. 506) et *Heteropterna s. str.* (fig. 584-586). On trouve aussi des ailes vivement maculées chez *Euceroplatus* (fig. 645-656), *Neoceroplatus* (fig. 759) et *Placoceratias* (fig. 822). Les *Orfeliini* ne montrent pas, en général, de taches aussi vives que chez les *Keroplatini* ou les *Macrocerini*, mais il en existe de très bien marquées, par exemple chez *Tamborinea*, *Proceroplatus*, *Isoneuromyia*, *Lyprauta*, etc. Certains *Neoditomyia* ont des ailes presque entièrement noirâtres, ce qui représente une forte déviation du plan de base. La répartition des taches alaires indique qu'elles sont apparues à de nombreuses reprises, et en dehors de quelques cas bien tranchés, comme ceux de *Chiasmoneura*, *Ctenoceridion* et *Heteropterna*, ce caractère ne sera guère utilisé qu'au niveau spécifique.

A.4.3. Ciliation de la membrane

On sait depuis longtemps que le plan de base de la membrane alaire des Diptères et des ordres apparentés comprend un jeu de microchètes et un jeu de macrochètes (TILLYARD, 1918, 1919 ; EDWARDS, 1926). Les macrochètes ont disparu à plusieurs reprises chez les Nématocères, et disparaissent définitivement chez les Brachycères. En ce qui concerne les Mycetophiloidea, ils sont

Source : MNHN, Paris

conservés chez les Ditomyiidae, les Diadocidiidae, certains Keroplatidae, tous les Mycetophilidae Sciophilinae (sous-famille fondée sur ce caractère, et donc sur une symplésiomorphie) et certains Sciaridae.

Dans tous les groupes de Keroplatidae, il reste presque toujours quelques macrochètes dressés, au moins dans le champ anal ; plus ils occuperont une zone étendue, plus l'aile sera considérée comme plésiomorphe sur ce point. En dehors de ces macrochètes relictuels, on ne trouve d'aire à macrotriches que chez les *Macrocerini* des genres *Angazidzia, Chiasmoneura, Paramacrocera s. str.*, et chez bon nombre de *Macrocera*. L'exemple des deux derniers genres, où des espèces sont pourvues de macrotriches et d'autres non, et celui de *Schlueterimyia* et *Kelneria*, qui les ont perdus respectivement dès le Crétacé et l'Eocène, montre que leur disparition s'est produite à de nombreuses reprises.

Les macrochètes subsistant sur la membrane alaire sont fins et dressés, mais COLLESS (1966) a signalé chez certaines espèces micronésiennes du groupe *Orfelia* une modification de ces soies, qui sont courbes, et plus nombreuses qu'il n'est de règle. COLLESS classait ces espèces dans le genre *Neoplatyura* ; j'en ai mentionné d'autres, du même groupe, de Nouvelle-Calédonie, Papouasie-Nouvelle-Guinée et Sulawesi [58].

A.4.4. Alule

D'après HENNIG (1973), l'alule représente une acquisition récente des Diptères. Elle est habituellement absente ou peu développée chez les Nématocères, à l'exception des Anisopodidae, mais relativement grande chez les Brachycères. La présence d'une alule séparée de l'aile par une profonde incision alulaire représente donc une apomorphie quand elle se manifeste chez les Nématocères. C'est ce dernier état qui est le plus fréquent chez les Mycetophiloidea, où il apparaît chez les plus primitifs d'entre eux, les Ditomyiidae et les Diadocidiidae. Une incision alulaire est toujours visible chez les Keroplatidae Macrocerinae (fig. 32) et Keroplatinae (fig. 34), les Mycetophilidae et les Sciaridae, sauf dans les quelques genres ou espèces dont le lobe anal est secondairement réduit : *Xenokeroplatus* chez les Keroplatinae ; *Phthinia, Baeopterogyna* (femelle), une espèce de *Boletina* (VOCKEROTH, 1981), chez les Mycetophilidae ; *Zygoneura, Pseudosciara* et quelques autres chez les Sciaridae (STEFFAN, 1981).

Seuls les Arachnocampinae (fig. 30) et les Bolitophilidae montrent une alule quasi nulle, non séparée du reste de l'aile par une incision alulaire. La répartition du caractère chez les Mycetophiloidea indique que selon toute probabilité l'alule distincte est une autapomorphie de la superfamille, et que sa réduction est secondaire chez *Arachnocampa* et les Bolitophilidae.

A.4.5. Nervation

A.4.5.1. Tendances générales.

Parmi les tendances évolutives de l'aile des Diptères, HENNIG (1973) cite la « costalisation », c'est-à-dire la remontée vers le bord antérieur des nervures radiales et médianes, et la réduction du renforcement du bord anal de l'aile par recul de la costale, qui dans le plan de base entoure complètement l'aile (*cf.* fig. 29). L'étude de son beau travail de 1954 comme des autres données sur les Diptères actuels et fossiles permet de mettre en évidence d'autres tendances : ce sont des disparitions de nervures, des captures, et surtout des déplacements vers la base de l'aile, que j'appellerai « basalisations » (les « apicalisations » existent aussi, mais semblent plus rares). Il s'y ajoute des changements de direction des nervures longitudinales et transverses : « transversalisation » des nervures longitudinales et « longitudinalisation » des nervures transverses.

Compte tenu des données fossiles, principalement sur les Pleciofungivoridae jurassiques, et de celles fournies par les Mycetophiloidea actuels les plus primitifs, Ditomyiidae et Diadocidiidae, je présente figure 1104 le plan de base hypothétique de l'aile des Mycetophiloidea. L'énumération de ses composants donne les états plésiomorphes suivants :

58. Avec d'autres, dépourvus de ces soies, mais fortement apomorphes sur le plan des genitalia mâles, elles méritent sans doute un statut générique (MATILE, 1988c).

Source : MNHN, Paris

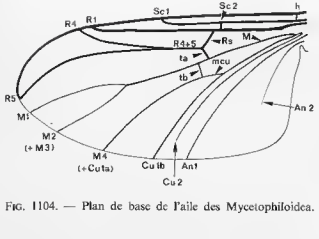


FIG. 1104. — Plan de base de l'aile des Mycetophiloidea.

* Costale longue, dépassant le niveau de l'apex de l'aile, mais non l'embouchure de R5.

* Sc1 allongée, mais ne dépassant pas le milieu du bord costal.

* Sc2 présente, située après le milieu de Sc1.

* Rs subverticale, proche du milieu de l'aile.

* R1 longue, dépassant largement le milieu de l'aile.

* R4 présente, longue, son apex proche de celui de R1, et sa base proche de Rs, donc R4+5 courte.

* Celule basale grande, divisée en deux par la base du secteur médian, fermée á l'apex par toutes les transverses.

* R5 se terminant sur la costale au-dessous du niveau de l'aile (en réalité, cette nervure représente la fusion de R5 et de la médiane antérieure, fusion qui fait partie du plan de base des Diptères).

* Pétiole de la fourche médiane long.

* Branches de la fourche médiane parallèles á l'apex.

* Base du secteur médian présente, prolongée jusqu'á la base de l'aile.

* M4 régulièrement et faiblement courbée (rappelons que cette nervure résulte en fait de la fusion de M4 et de Cu1a, partie du plan de base des Diptères).

* Cu1b faiblement courbée.

* Cu2 longue et bien sclérifiée.

* Anale 1 prolongée jusqu'á la marge.

* Anale 2 présente et relativement longue.

* Transverse antérieure (ta) courte, peu oblique, située avant la transverse basale.

* Transverse basale (tb) courte et subverticale.

* Transverse médiocubitale (mcu) présente et transversalisée.

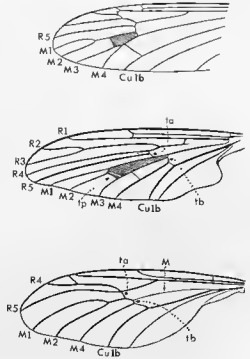


FIG. 1105-1107. — Ailes de : 1105, *Architipula clara* Handl. (Architipulidae) ; 1106, *Protoplasa fitchii* O. S. (Tanyderidae) ; 1107, *Pachyneura fasciata* Zett. (Pachyneuridae). D'après Hennig (1954), mod.

Les écarts á ce plan de base seront étudiés au sujet de chacune de ces nervures. Parce que je n'ai pu évoquer que brièvement ce problème dans ma note de 1981 (MATILE, 1981 a), je montrerai cependant dès maintenant comment, á partir des Diptères les plus primitifs, ont pu évoluer ensemble les secteurs médian et cubital pour aboutir á la nervation des Mycetophiloidea actuels. Cet exposé donnera également des exemples des différentes tendances évolutives entrant en jeu á l'intérieur de la superfamille comme des Keroplatidae.

La figure 1108 a montre ces secteurs et leurs rapports avec le secteur basal postérieur chez un Diptère trés primitif de type Architipulidae, comme *Architipula*, du Lias supérieur, dont la nervation réelle est représentée figure 1105. La cellule discale est présente, limitée en dehors par la transverse postérieure (tp) et en dedans par la base de M. Les nervures M1 et M2 forment ensemble une fourche, de même que M3 et M4 + Cu1a. La nervure R4 est en position basale, tandis que mcu est en position apicale. Les

Source : MNHN, Paris

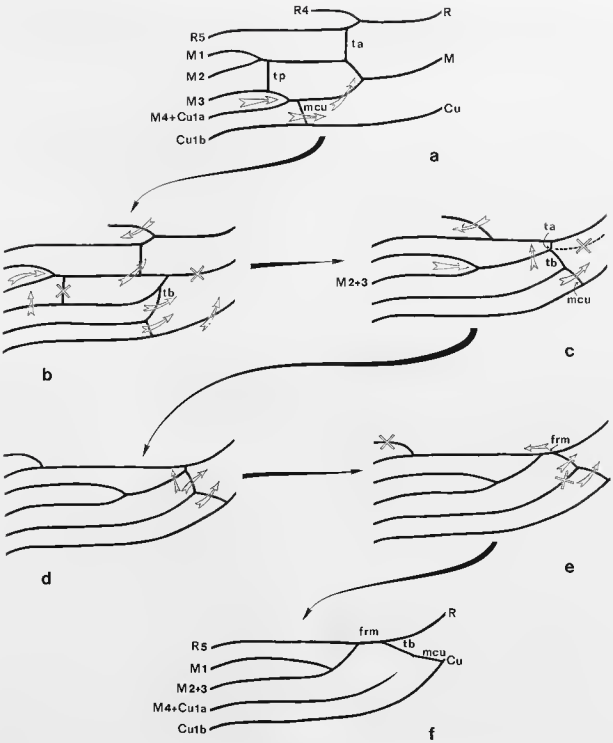


FIG. 1108. — Reconstitution schématique des morphoclines ayant pu, à partir du type architipulidien, aboutir à la nervation alaire des Mycetophiloidea. a : type architipulidien ; b : type tanydéridien ; c : type pachyneuridien ; d : type ditomyiidien-diadocidiidien ; e : type kéroplatidien ; f : d°, état plus apomorphe (*Robsonomyia*). La direction des nervures a été arbitrairement maintenue d'une figure à l'autre.

Source : MNHN, Paris

flèches de la figure 1108 représentent les phénomènes de costalisation et de basalisation nécessaires pour arriver au type des Tanyderidae, les plus primitifs des Diptères actuels, tels les *Protoplasa* (fig. 1106) : basalisation corrélée de la fourche et de la transverse médiocubitales, costalisation de la base de cette fourche, dont la partie basale de M4+Cu1a devient la transverse basale. Le modèle tanydéridien est représenté figure 1108 b.

On notera que dans cette figure et les suivantes, la direction générale des nervures longitudinales a été arbitrairement conservée comme sur la première (fig. 1108 a), de façon à ne mettre en évidence que les modifications fondamentales : aucune aile réelle ne conserve telle quelle cette disposition. La structure des Pachyneuridae (fig. 1107), les plus primitifs des Bibionomorpha, est atteinte par les séries de phénomènes suivants : disparition de tp, avec fusion de M3 et M4 ; costalisation du pétiole de la fourche médiane ; basalisation de cette fourche et de la postérieure, cette dernière étant accompagnée de mcu ; poursuite de l'apicalisation de R4 ; affaiblissement de la base du secteur médian (les étapes intermédiaires n'ont pas été représentées ; on les trouve cependant toutes dans les nervations de familles actuelles ou fossiles). Le type pachyneuridien ne comprend donc plus de cellule discale, et les trois transverses ta, tb et mcu se sont rejointes pour former l'apex de la cellule basale (fig. 1108 c). Ce type est déjà proche de celui des Mycetophiloidea actuels les plus primitifs, les Ditomyiidae et certains Diadocidiidae, qui est atteint par la simple poursuite des morphoclines : apicalisation de R4, basalisation de la fourche médiane et costalisation de son pétiole, disparition de la base du secteur médian, auxquels s'ajoute un début de transversalisation de mcu (fig. 1108 d).

Une évolution un peu plus poussée de ces morphoclines amène directement aux Keroplatidae (fig. 1108 e) : la costalisation du pétiole de la fourche médiane aboutit à la disparition de la transverse ta et à la capture du pétiole par R4+5, formant ainsi la fusion radiomédiane caractéristique de cette famille. Ce modèle es celui de la grande majorité des Keroplatidae. De nombreuses variations sont possibles à partir de ce type, dont celle représentée figure 1108 f, qui correspondrait par exemple aux Macrocerinae du genre *Robsonomyia* (fig. 423), où R4 a disparu, la fusion radiomédiane s'est allongée, le pétiole de la fourche cubitale s'est effacé, tandis que tb et mcu sont alignées et presque longitudinales.

À partir du type diadocidiidien, plusieurs morphoclines ont pu donner naissance à la lignée Bolitophilidae + Mycetophilidae + Lygistorrhinidae + Sciaridae. La première étape, commune à tous, serait du type des Diadocidiidae du genre *Pterogymnus*, ou plus exactement d'un « prè-*Pterogymnus* » hypothétique à longitudinalisation nettement moins poussée que dans ce genre. Peu différente du modèle diadocidiidien, l'apicalisation de R4 y est accentuée, et surtout la longitudinalisation des transverses tb et mcu (fig. 1109 a).

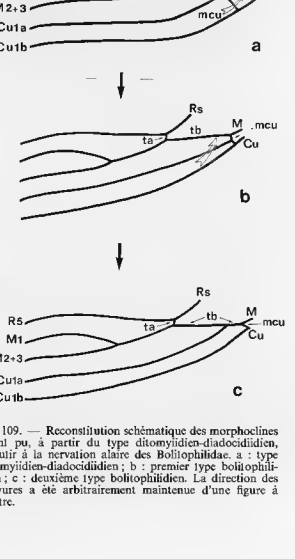


FIG. 1109. — Reconstitution schématique des morphoclines ayant pu, à partir du type ditomyiidien-diadocidiidien, aboutir à la nervation alaire des Bolitophilidae. a : type ditomyiidien-diadocidiidien ; b : premier type bolitophilidien ; c : deuxième type bolitophilidien. La direction des nervures a été arbitrairement maintenue d'une figure à l'autre.

Source : MNHN, Paris

Les phénomènes ultérieurs impliquent tous la longitudinalisation des transverses. Celle de tb seulement aboutit au type bolitophilidien (fig. 1109 b) ; elle s'accompagne d'une costalisation de la base de M4+Cu1a, qui s'insère sur mcu au lieu de Cu1b. Chez certaines espèces de *Bolitophila*, cette costalisation se poursuit par la capture de la base de M4+Cu1a par la transverse tb, aboutissant ainsi à la formation d'une « fausse » fusion radiomédiane, non homologue de celle des Keroplatidae puisqu'elle intéresse tb, et non Rs (fig. 1109 c).

Le type mycétophilidien est obtenu par une longitudinalisation partielle de ta et tb et une transversalisation de Rs, accompagnées de la capture de M4+Cu1a par Cu1b, avec disparition concomitante de mcu (fig. 1110 b). La variante sciaridienne suit les mêmes lignes, mais la longitudinalisation de ta et tb est totale, et la capure de M4+Cu1a par Cu1b n'implique que l'extrême base de ces nervures (fig. 1110c). Enfin, le type lygistorrhinidien peut être atteint à partir de l'un ou l'autre des modèles précédents. Il implique l'intervention d'une basalisation extrême de Rs, ta et tb, ces dernières confondues en une seule section par la disparition de la base du pétiole de la fourche médiane ; la base de M4+Cu1a disparaît également (fig. 1110 d).

L'étude des grandes lignes de cette évolution montre combien les morphoclines de basalisation, costalisation, transversalisation et longitudinalisation sont importants pour la compréhension de la nervation alaire des Mycetophiloidea.

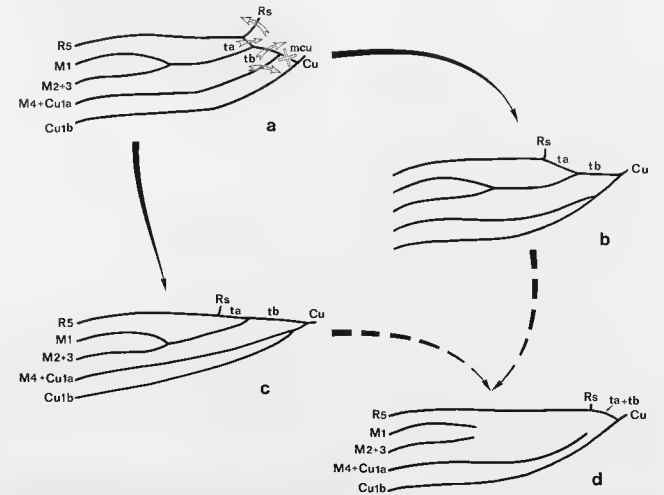


FIG. 1110. — Reconstitution schématique des morphoclines ayant pu, à partir d'un type diadocidien « pré-*Pterogymnus* », aboutir à la nervation alaire des familles les plus évoluées des Mycetophiloidea. a : type diadocidiidien ; b : type mycétophilidien ; c : type sciaridien. La direction des nervures a été arbitrairement maintenue d'une figure à l'autre.

Source : MNHN, Paris

A.4.5.2. **Costale.**

Dans le plan de base des Diptéres, la nervure costale entoure complétement l'aile (fig. 29). Lorsque ce n'est pas le cas, cette nervure se termine un peu au-dessous de l'apex de l'aile, et l'on notera qu'aucune forme fossile ou actuelle ne montre d'intermédiaire entre les deux : la disparition du secteur costal postérieur a dû se produire d'un seul coup. Chez les Diptéres á costale incomplète, une tendance générale, apparue á maintes reprises, est celle du raccourcissement de cette nervure, dont l'apex « remonte » le long du bord externe de l'aile, pour se confiner à la marge antérieure, puis á une partie de celle-ci seulement. Plus la costale sera courte, plus elle sera donc considérée comme apomorphe. Ce morphocline est illustré figure 1111.

Chez les Keroplatidae, l'état le plus plésiomorphe est celui des Arachnocampinae (fig. 31, 252). Un état fortement apomorphe, avec la costale n'occupant pas toute la longueur de la marge antérieure de l'aile, se rencontre chez les Macrocerinae du genre *Chiasmoneura* (fig. 268, 285, 209), et surtout chez certains *Keroplatini* : *Keroplatus* (fig. 35) et à un moindre degré *Mallochinus* (fig. 739). Il est présent aussi chez certains *Orfeliini* (groupes *Truplaya* et *Tamborinea*).

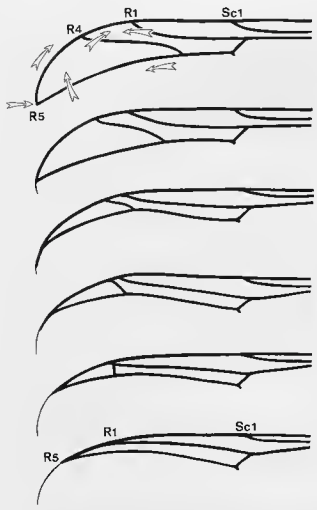


FIG. 1111. — Morphoclines de basalisation de R4 et de costalisation de R1 et R5.

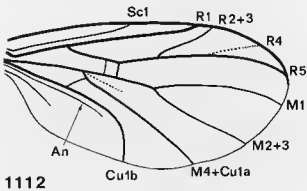
A.4.5.3. **Sous-costale.**

Le raccourcissement de la sous-costale est également une tendance évolutive trés générale chez les Diptéres, dans le plan de base desquels elle dépasse largement le milieu de l'aile (fig. 29). Les Mycetophiloidea du Secondaire montrent déjá une sous-costale abrégée, ne se prolongeant guére au-delà de la base du secteur radial. L'état le plus plésiomorphe à cet égard semble être celui de certaines espéces de Rhaetofungiviroidae (prémycétophiloïdes à secteur radial trifurqué), tels que *Rhaetofungivora subcostalis* Rohdendorf (fig. 1112), mais on notera que d'autres espéces du même genre, comme *Rh. reticulata* Rohd., montrent déjá une sous-costale raccourcie. Chez les Mycetophiloidea jurassiques comme *Antefungivora*, la sous-costale ne dépasse pas, ou trés peu, la base de Rs. Dans les formes actuelles, cette nervure s'est fortement raccourcie á plusieurs reprises, puisque cet état de caractére existe chez certains Ditomyiidae (où, de plus, elle est libre à l'apex), chez les Diadocidiidae, des Keroplatidae, des Sciaridae, la plupart des Lygistorrhinidae (*cf.* fig. 1003-1006, 1008) et de nombreux Mycetophilidae, en particulier tous les *Mycetophilini*.

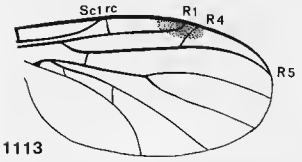
Au sein des Keroplatidae, la sous-costale demeure le plus souvent longue, peu éloignée du milieu de l'aile (p. ex. *Arachnocampa*, fig. 31 ; *Macrocera*, fig. 33 ; *Keroplatus*, fig. 35). On observe cependant une forte réduction de la sous-costale chez les Macrocerinae des genres *Angazidzia* (fig. 259), *Chiasmoneura* (fig. 268, 285, 309), *Chiasmoneurella* (fig. 326), *Paramacrocera s. str.* (fig. 374), *Vockerothia* (fig. 394) et même le genre fossile *Kelneria* (fig. 401) ; la courte sous-costale de *Srilankana* est effacée à

Source : MNHN, Paris

l'apex (fig. 429). Cet état est surtout fortement prononcé chez *Robsonomyia* (fig. 423), où l'apex de la nervure a même été capturé par la base de R, ce qui représente bien entendu une forte apomorphie [59].



1112



1113

FIG. 1112-1113. — Ailes de : 1112, *Rhaetofungivora subcostalis* Rohd. (Rhaetofungiviroidae) ; 1113, *Transversiplecia transversinervis* Rohd. (Pleciofungiviroidae).
Fig. 1112 d'après Rohdendorf (1964), mod. ; fig. 1113 d'après Rohdendorf (1962), mod.

La réduction de la sous-costale n'est pas si courante chez les Keroplatinae. On ne l'observe chez les *Keroplatini* que dans le genre *Nauarchia* (fig. 749), et chez quelques genres d'*Orfeliini* tels que *Macrorrhyncha* et *Pyratula*, où elle est libre à l'apex, *Micrapemon* et *Monocentrota*. La sous-costale des Keroplatidae peut donc se raccourcir en demeurant liée à la costale, ou bien la radiale peut en capturer l'apex. Elle peut aussi se terminer librement, cette modification du plan de base s'accompagnant ou non d'une réduction de longueur. Le cas ne se présente ni chez les Arachnocampinae, ni chez les Macrocerinae, ni chez les Keroplatinae *Keroplatini*, mais il existe chez les *Orfeliini*, où la sous-costale est libre non seulement chez *Macrorrhyncha* et *Pyratula*, comme on l'a dit plus haut, mais aussi chez *Antlemon* et *Apyrtula*, où elle n'est cependant pas fortement abrégée, au contraire des genres précédents. En résumé, on tiendra compte pour cette nervure des apomorphies suivantes :

* Sc1 courte, se terminant avant l'apex de la cellule basale.
* Sc1 libre à l'apex.
* Sc1 se jetant sur la radiale.

A.4.5.4. Transverse sous-costale.

En ce qui concerne cette nervure, j'ai conservé la nomenclature traditionnelle « Sc2 », mais HAMILTON (1972 a) affirme qu'il s'agit en réalité d'une transverse radio- sous-costale. D'après cet auteur, l'interprétation de la sous-costale comme une nervure bifurquée ne provient que de l'étude du trajet des trachées chez les Plécoptères, où un rameau adventice de la sous-costale pénètre dans une transverse costale. MCALPINE (1981) nomme cette nervure «transverse sc-r », et ajoute que l'étude de ce problème n'a guère d'importance en systématique : on n'a aucune preuve de l'existence d'une véritable nervure Sc2 chez les Diptères, et par conséquent autant n'y faire aucune référence.

ROHDENDORF (1946, 1962 *et seq.*), le seul à nous informer sur les Mycetophiloidea du Secondaire, n'a pas observé, ou a négligé d'observer, cette nervure (MATILE, 1981 a). On notera toutefois dans la détermination de sa nature l'importance d'un fossile décrit par cet auteur. Il s'agit de *Transversiplecia transversinervis*, Pleciofungiviroidae jurassique qui montre une transverse radiocostale distincte à proximité de l'apex de Scl (fig. 1113) : une légère basalisation de cette transverse aboutirait de toute évidence à une radio-sous-costale, ce qui serait naturellement en faveur de l'hypothèse de HAMILTON. Quoi qu'il en soit de la véritable nature de « Sc2 », sa position

59. La sous-costale paraît se jeter sur la radiale chez certains Mycetophilidae ; dans le cas de quelques Mycomyinae, et sans doute du Sciophilinae *Synapha*, cet aspect correspond en fait à une disparition de l'apex de la nervure, avec persistance de Sc2 à ce niveau.

Source : MNHN, Paris

plésiomorphe, telle qu'elle nous est montrée par exemple chez les Tipulomorpha, est à l'apex de Sc1. Sa tendance á la basalisation, puís à la disparition, est parfaitement évidente. Sc2 ne conserve sa position apicale que chez de rares Mycetophilidae, notamment les Mycomyinae, où Sc1 demeure longue. Chez les Sciophilinae, sa position subapicale semble ne résulter que d'un raccourcissement de Sc1.

Chez les Keroplatidae actuels, Sc2 est toujours en position sub-basale ; elle est déjá fortement basalisée chez le genre tertiaire *Kelneria* (fig. 401). En ce qui concerne le fossile crétacé *Schlueterimyia*, seul l'apex de Sc1 est conservé, mais il persiste une section importante de la base de R (fig. 432). Aucune amorce de Sc2 n'y est visible, ce qui indique que cette transverse devait se situer au plus au niveau du premier tiers de R (fig. 433). La transverse Sc2 a disparu á de multiples reprises chez les Mycetophiloidea, où les Ditomyiidae l'ont déjá perdue. Présente chez les Arachnocampinae, elle est absente chez tous les Macrocerinae sauf *Hesperodes* (fig. 332), *Kelneria* (fig. 401) et *Macrocera* (fig. 33). De même, beaucoup de *Keroplatini* en sont dépourvus : certains *Cerotelion* et beaucoup d'*Heteropterna, Ctenoceridion* (fig. 498), *Hikanoptilon* (fig. 642), *Mallochinus* (fig. 739), *Nauarchia* (fig. 749), *Neoceroplatus* (fig. 758), *Rocetelion* (fig. 900), *Setostylus* (fig. 917), *Tergostylus* (fig. 946), *Tolletia* (fig. 971) et *Xenokeroplatus* (fig. 981). La tendance s'exprime aussi chez les *Orfeliini*, où Sc2 disparaît chez *Burmacrocera, Orfelia, Pyratula, Rypatula*, etc. La répartition de ce caractère, qui peut être dans son état plésiomorphe ou dans son état apomorphe au sein du même genre, montre que la disparition de Sc2 est une tendance évolutive très fréquente dans la famille et hautement soumise au parallélisme.

A.4.5.5. Base de la radiale.

L'état plésiomorphe de la base du secteur radial (Rs) est une nervure oblique et entière, comme il ressort de toute évidence de l'examen des formes fossiles et de la plupart des formes actuelles. Sa transversalisation, telle qu'elle se présente dans le genre *Neoceroplatus* (fig. 758), représente donc un état apomorphe. La nervure Rs a fréquemment subi aussi un phénomène plus ou moins poussé de longitudinalisation. C'est notamment le cas chez beaucoup de Macrocerinae (p. ex. *Chiasmoneura*, fig. 268, 285, 309), et de nombreux *Keroplatini*, où cette tendance est manifeste, et la plus prononcée chez *Paracerotelion* (fig. 813) et *Placoceratias* (fig. 821). Les *Orfeliini* y sont moins sujets, mais des genres comme *Cloeophoromyia, Neoantlemon* et *Truplaya* montrent une longitudinalisation partielle.

Chez les Macrocerinae, Rs peut assez fréquemment être interrompue á la base : *Chiasmoneura* du sous-genre *Synesotyla* (fig. 309), *Srilankana* (fig. 429), et même le fossile cénomanien *Schlueterimyia* (fig. 548) et, chez les *Keroplatini, Xenokeroplatus* (fig. 981), mais je ne l'ai pas observé chez les genres d'*Orfeliini* examinés. Rs peut aussi s'affaiblir sur toute sa longueur, son trajet n'étant plus marqué que par une trace. C'est le cas chez le Macrocerinae *Robsonomyiini Micrepimera* (fig. 416), et chez les Keroplatinae *Keroplatini Nauarchia* (fig. 749) et *Tolletia* (fig. 971), Rs étant de plus particulièrement abrégée chez ce dernier genre. Un état intermédiaire s'observe chez certains *Chiasmoneura* du sous-genre *Prochiasmoneura* (fig. 292). La tendance á l'affaiblissement de Rs est manifeste dans des groupes trés variés d'*Orfeliini*.

A.4.5.6. Radiale antérieure.

Chez les Diptéres actuels les plus primitifs comme chez les formes fossiles du Secondaire, la radiale antérieure (R1) dépasse largement le milieu de l'aile. En ce qui concerne les Mycetophiloidea, la plupart des Pleciofungiviordae et des Pleciomimidae montrent cette nervure se jetant sur la costale au niveau du dernier tiers de celle-ci, encore que certains d'entre eux possèdent déjà une radiale antérieure plus courte, mais dépassant quand même le milieu de l'aile, comme *Pleciofungivora major* Rohdendorf. Dans le plan de base de la superfamille (fig. 1104), j'ai donc représenté la radiale antérieure se terminant environ au niveau des deux tiers de la longueur de l'aile. Plus cette nervure sera courte, plus elle sera tenue pour apomorphe, (*cf.* MATILE, 1979 a, au sujet de *Kelneria*). Il en ira de même pour sa costalisation.

On observe un net raccourcissement de R1 chez les Macrocerinae de la tribu des *Robsono-*

Source : MNHN, Paris

myiini, où cette nervure se termine vers le milieu de l'aile (*Micrepimera*, fig. 416 ; *Srilankana*, fig. 429), un peu avant le milieu de l'aile (*Robsonomyia*, fig. 423, ou nettement avant (*Kelneria*, fig. 401). Il n'est jamais si prononcé chez les *Macrocerini*, ni chez les *Keroplatini*, où l'état le plus apomorphe se réalise chez *Xenekeroplatus* (fig. 981), où R1 dépasse quand même le milieu de l'aile. Il en va de même chez les *Orfeliini*, mais certains genres tels qu'*Antriadophila*, *Laurypta* et *Lyprauta* ont R1 ne dépassant pas le milieu de l'aile.

A.4.5.7. Pétiole de la fourche radiale.

Chez les Pleciofungivoridae du Secondaire, le pétiole de la fourche radiale (R4+5), se termine le plus souvent à peu de distance de l'apex de R1, parfois avant celui-ci ; c'est aussi l'état des Ditomyiidae actuels. La longueur de R4+5 est liée à l'évolution de R4, qui sera étudiée plus loin, et je me bornerai à dire ici que plus R4+5 sera longue, plus elle sera considérée comme apomorphe : le morphocline est illustré figure 1111. Comme il s'agit d'un caractère clinal peu susceptible d'être nettement subdivisé, j'ai fixé les limites de sa prise en compte à l'état où ce pétiole est plus long que R5 (apomorphie), ou inférieur d'un tiers au moins à cette longueur (plésiomorphie). Le caractère n'entre bien entendu pas en jeu chez les Arachnocampinae et les genres de Macrocerinae et de Keroplatinae dépourvus de la petite radiale (R4), puisqu'il n'est plus possible d'y distinguer les territoires relevant de R4+5 ou de R5.

L'état le plus plésiomorphe est visible chez les Macrocerinae des genres *Chiasmoneurella* (fig. 326), *Paramacrocera* (fig. 374, 385), *Vockerothia* (fig. 394), *Kelneria* (fig. 401) et *Srilankana* (fig. 429) ; il est un peu plus évolué chez *Schlueterimyia* (fig. 432-433). La quasi-totalité des *Keroplatini* possède l'état apomorphe, seul *Euceroplatus* (fig. 523) montrant une nervure R4+5 un peu plus courte que R5. C'est aussi le cas chez les *Orfeliini*, mais la nervure R4+5 y est un peu plus souvent courte, notamment chez *Platyura* et *Palaeoplatyura*.

A.4.5.8. Petite radiale.

Bien que la plupart des auteurs ayant étudié les Mycetophiloidea considèrent cette nervure comme représentant le quatrième rameau de la radiale (R4), McAlpine (1981) et Vockeroth (1981) le tiennent comme étant R2+3. L'examen du fossile mésozoïque *Rhaetofungivora* (fig. 1112) permet sans doute de comprendre l'évolution de la petite radiale : chez les prémycétophiloïdes, R4 est d'abord située vers l'apex de l'aile, entre R2+3 et R5. Rappelons que cette nervure est primitivement longitudinale et à insertion basale, comme par exemple chez *Architipula* (fig. 1105)

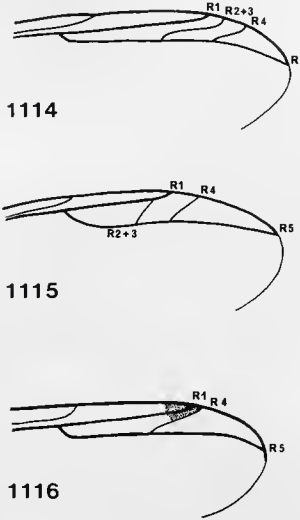


FIG. 1114-1116. — Partie antérieure de l'aile des Pleciofungivoridae : 1114, *Eopachyneura trisectoralis* Rohd. ; 1115, *Pleciofungivorella binerva* Rohd. ; 1116, *Eohesperinus martynovi* Rohd.
D'après Rohdendorf (1962), mod.

Source : MNHN, Paris

et *Protoplasa* (fig. 1106) : elle s'est par conséquent apicalisée (et donc raccourcie) et légèrement costalisée pour aboutir à la structure de *Rhaetofungivora*. La nervure R2+3 se basalise ensuite, accompagnée dans ce mouvement par R4, comme le montrent bien d'autres Pleciofungivoridae comme *Eopachyneura* (fig. 1114) et *Pleciofungivorella* (fig. 1115) ; ce déplacement s'accompagne d'un début de transversalisation. Enfin, R2+3 disparaît et R4 prend sa place, comme chez *Eohesperinus* (fig. 1116), *Archihesperinus* ou les Palaeopleciidae. Cette nervure aurait donc subi chez les Diptères primitifs, d'abord une apicalisation, puis une transversalisation — basalisation.

La condition primitive des Mycetophiloidea est donc R4 relativement longue, oblique, son apex proche de celui de R1, et sa base proche de Rs, comme illustré sur le plan de base de leur nervation (fig. 1104). L'étude de cette nervure chez les représentants fossiles et actuels de la superfamille montre qu'elle est ensuite soumise à deux morphoclines (fig. 1111). Le premier intéresse la base de R4, qui poursuit son apicalisation, tandis que le second, au contraire, est représenté par la poursuite de la basalisation de l'apex. Le jeu simultané de ces déplacements entraîne la transversalisation et le raccourcissement de la nervure, éventuellement la capture de son apex par R1.

J'ai déjà montré (MATILE, 1962) comment R4, transversalisée, se rapprochait de Rs pour finalement disparaître, au sein d'une même espèce de Mycetophilidae, *Speolepta leptogaster* (Winnertz). Ce morphocline de basalisation, puis de disparition, est commun chez les Mycetophilidae, et notamment les Mycomyinae. Chez les Keroplatidae, cependant, il n'est jamais représenté par des formes intermédiaires : il existe des genres où R4, courte, se termine sur R1 à proximité de son apex, et des genres où R4 a disparu, mais on n'a pas encore observé de morphocline semblable à celui de *Speolepta*. L'état le plus plésiomorphe de la petite radiale, tel qu'il existe chez les Ditomyiidae, ne se présente jamais chez les Keroplatidae, et même *Schlueterimyia* a une R4 courte, quoiqu'encore fortement oblique (fig. 432).

Les états successivement apomorphes de R4 chez les Keroplatidae sont donc les suivants :

* R4 longue, oblique, son apex éloigné de celui de R1.

* R4 courte, peu oblique, son apex proche de R1,

* R4 courte, transverse, se jetant sur R1.

* R4 absente.

Tous les Arachnocampinae sont dépourvus de la nervure R4. J'ai déjà fait remarquer (MATILE, 1981 a) que chez *Arachnocampa*, la nervure R5 restait fort éloignée de R1, donc en position plésiomorphe, comme on le verra plus loin, tandis que la disparition de R4 représentait une forte apomorphie. Compte tenu de ceci, il paraît probable que la disparition de R4 dans ce genre s'est produite il y a fort longtemps, et probablement pas suivant les modalités exposées plus haut : l'absence de R4, alors que R5 demeure en position primitive, représenterait alors une autapomorphie du genre.

Bon nombre de Macrocerinae montrent encore un état relativement plésiomorphe : *Chiasmoneurella* (fig. 326), *Hesperodes* (fig. 332), *Macrocera* (fig. 33), *Paramacrocera* (fig. 374, 385) et *Vockerothia* (fig. 394), mais par contre R4 disparaît souvent dans cette sous-famille : *Angazidzia* (fig. 259), *Chiasmoneura* (fig. 268, 285, 309), *Microepimera* (fig. 416) et *Robsonomyia* (fig. 423). On remarquera que cette nervure disparaît aussi chez certaines espèces de *Macrocera*, voire sur certains spécimens la possédant normalement ; il s'agit donc bien d'une tendance évolutive de la sous-famille, susceptible de se manifester à plusieurs reprises. En ce qui concerne les *Keroplatini*, ils montrent tous un état relativement apomorphe. R4 ne disparaît jamais, mais elle se termine sur R1 chez *Keroplatus* (fig. 35) et *Neoceroplatus* (fig. 758). Quant aux *Orfeliini*, R4 y est très variable, allant de l'état allongé et oblique de *Palaeoplatyura, Planarivora* et *Neoditomyia*, à une courte transverse se terminant sur la radiale (chez *Rhynchoplatyura, Platyura, Maborfelia, Micrapemon*), ou enfin nulle (*Chetoneura, Trigemma*, certains *Tylparua*).

A.4.5.9. Radiale postérieure.

L'étude des Mycetophiloidea fossiles comme des familles actuelles les plus primitives, tels que les Ditomyiidae, montre sans équivoque que la nervure radiale postérieure (R5), dans son état plésiomorphe, est largement séparée de R1 et se termine vers l'apex de l'aile (*cf.* fig. 1112-1116). C'est ce qui a été représenté dans le plan de base

Source : MNHN, Paris

de la superfamille (fig. 1104). La nervure R5 [60] demeure en position plésiomorphe non seulement chez les Ditomyiidae, mais aussi chez les Bolitophilidae, les Arachnocampinae, des Mycetophilidae tels que les Mycomyinae et certains Sciaridae. L'étude de cette nervure dans la superfamille montre qu'à partir de cet état, elle est soumise à un morphocline de costalisation qui n'a pu que se présenter à plusieurs reprises, et dans lequel son apex remonte le long du bord externe de l'aile, l'ensemble se rapprochant de plus en plus de R1 et parallèlement à cette nervure. Ce morphocline est représenté figure 1111.

L'état le plus apomorphe est bien distinct chez *Keroplatus* (fig. 35), où R5 se termine très largement avant l'apex de l'aile. Chez *Macrocera* (fig. 33), l'apex de R5 est proche de l'apex de l'aile, mais fortement costalisé. C'est aussi le cas d'autres Macrocerinae, comme *Hesperodes* (fig. 332), *Micrepimera* (fig. 416) et *Robsonomyia* (fig. 423). Sur ce point, *Schlueterimyia* (fig. 432-433) est lui aussi relativement apomorphe.

R5 se termine avant l'apex de l'aile chez tous les *Keroplatini*, mais la costalisation demeure modérée, le cas le plus prononcé étant celui de *Xenokeroplatus* (fig. 981). Le caractère est très variable chez les *Orfeliini*, les fortes costalisations n'étant pas rares, et particulièrement avancées dans le couple *Nicholsonomyia-Tamborinea* (fig. 1128-1129).

La nervure R5 se basalise le plus souvent avant la costale, ce qui fait que chez la majorité des Keroplatidae cette dernière nervure dépasse plus ou moins l'apex de R5, vers l'extrémité de l'aile. Cet état sera tenu pour d'autant plus plésiomorphe que la costale dépassera davantage. Lorsque les deux nervures évoluent ensemble, il n'y a pas dépassement costal, et cet état sera considéré comme apomorphe. Un tel état évolué ne se présente, chez les Macrocerinae, que dans le genre *Hesperodes* (fig. 332). La costale dépasse très légèrement R5 chez les *Keroplatini* du genre *Hikanoptilon* (fig. 642), un peu plus chez *Keroplatus* (fig. 35) et *Paracerotelion* (fig. 813), mais elle n'est jamais exactement interrompue au niveau de R5 dans cette tribu de Keroplatinae. Ce dernier cas se produit toutefois chez les *Orfeliini* des genres *Nicholsonomyia* et *Tamborinea* (fig. 1128-1129), tandis que la costale se prolonge très peu au-delà de R5 chez plusieurs genres : *Asindulum, Ralytupa, Taulyrpa, Truplaya*, etc.

A.4.5.10. **Fusion radiomédiane et transverse antérieure.**

On a vu dans les tendances générales de la nervation des Mycetophiloidea comment la fusion radiomédiane (frm) s'était formée par capture de la base du pétiole de la fourche médiane et disparition de la transverse antérieure (ta) (fig. 1108) ; il est parfaitement évident, dans ces conditions, que plus la fusion radiomédiane est longue, plus elle est dans un état apomorphe. Ce caractère a aussi été évoqué au sujet de la monophylie de l'ensemble Macrocerinae + Keroplatinae, qui possèdent presque tous une fusion radiomédiane. La présence d'une telle fusion chez certains Ditomyiidae (*Ditomyia, Nervijuncta*) a été interprétée comme une convergence et le cas de *Palaeoplatyura*, dépourvu de fusion radiomédiane, a été considéré *a priori* comme une régression.

Le début du morphocline est représenté par le Macrocerinae *Chiasmoneurella* (fig. 326) et l'*Orfeliini Asynaphleba* (fig. 1117), chez lesquels subsiste un embryon de transverse antérieure (il n'est pourtant pas exclu qu'il s'agisse ici aussi d'une régression à partir de l'état punctiforme). L'étape suivante nous est démontrée par quelques Macrocerinae à fusion radiomédiane punctiforme : beaucoup de *Chiasmoneura* (fig. 268, 276, 291-296, 309, 314-316), *Micrepimera* (fig. 416) et *Srilankana* (fig. 429). Cet état de caractère existe aussi chez les *Orfeliini* du genre *Neoantlemon*. Son étape ultime est réalisée chez les *Orfeliini* du genre *Plaulyra*, ou frm est aussi longue que la nervure R4+5 (fig. 1118), et surtout *Rhynchoplatyura*, où elle est plus longue que cette nervure. Certains *Isoneuromyia* montrent aussi frm subégale à R4+5. Mis à part le cas du genre *Asynapleba*, aucun Keroplatinae ne possède de fusion radiomédiane punctiforme, mais ils présentent tous les intermédiaires entre une fusion très courte et une fusion dépassant plusieurs fois la longueur du pétiole de la fourche médiane (p. ex.

60. Bien entendu, pour les auteurs qui interprètent la petite radiale comme R2+3, le rameau postérieur est considéré comme R4+5, et non R5 (McAlpine, 1981 ; Vockeroth, 1981).

Source : MNHN, Paris

Nauarchia, fig. 749) ; il n'existe cependant pas d'intermédiaires entre ce dernier cas et celui de *Plautyra*.

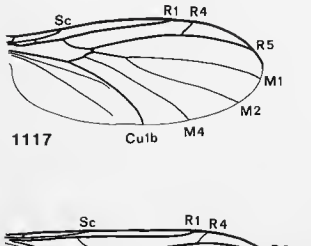


FIG. 1117-1118. — Ailes de : 1117, *Asynaphleba stuckenbergi* Mat. ; 1118 : *Plautyra macilenta* (Lynch Arrib.).

La longueur de la fusion radiomédiane peut varier légèrement au sein d'une même espèce (voir p. ex. *Chiasmoneura anthracina* de Meijere, p. 148), et assez fortement au sein d'un même genre, où ces différences servent souvent à caractériser les espèces. À la fois variable et clinal, ce caractère sera donc surtout pris en compte au niveau spécifique, au niveau générique seulement quand il présentera des états extrêmes.

A.4.5.11. Transverses basale et médiocubitale.

Les deux sections de nervure reliant M2+3 sont classiquement considérées comme formant une seule transverse indifféremment nommée transverse basale (HENNIG, 1954) ou transverse médiocubitale (MCALPINE, 1981). Dans le présent travail, j'ai utilisé le nom de transverse basale (tb) pour la section comprise entre M2+3 et M4+Cula, et celui de transverse médiocubitale (mcu) pour celle reliant M4+Cula à Culb. Il convient d'expliquer ici pourquoi je me suis écarté de l'usage.

Si l'on examine le secteur médiocubital d'un Tipulomorpha très primitif tel qu'*Architipula*, du Lias supérieur (fig. 1105, 1108 a), on constate qu'il n'existe qu'une seule transverse en plus de la transverse postérieure (tp), qui ferme la cellule discoïdale ; il s'agit de celle reliant le pétiole de la fourche M3 - M4+Cula à Culb. C'est celle que je nomme médiocubitale. La nervation tanydéridienne (fig. 1108 b), où la fourche M3 - M4+Cula s'est basalisée, montre que la base de M4+Cula s'est transversalisée, formant une deuxième transverse, celle que j'ai appelée transverse basale ; la même structure s'observe par exemple chez *Rhaetofungivora* (fig. 1112).

Après TILLYARD (1919), HENNIG (1954) a suggéré que la transverse « basale » (ou «médiocubitale ») des Diptères représentait peut-être en fait la base de la fourche de M4 ou de Cula mais jamais, à ma connaissance, a-t'on émis l'hypothèse que les deux sections de cette nervure étaient de nature différente : une « fausse » transverse (tb) et une « vraie » (mcu). Cette hypothèse demande à être fondée sur une étude de la nervation des Nématocères fossiles et actuels beaucoup plus approfondie que celle que je puis entreprendre dans le cadre du présent travail. On se bornera pour le moment à considérer que la division de cette transverse en deux sections, tb et mcu, est basée sur des raisons purement topologiques : elles sont effectivement séparées l'une de l'autre par la « base » de M4+Cula [61]. L'examen des figures 1108 et 1109 montre que les tendances de ces transverses sont à la basalisation, à la longitudinalisation et à l'allongement, l'angle qu'elles forment s'atténuant progressivement pour arriver à l'alignement dans le sens longitudinal. Une exception notable est celle des Bolitophilidae, où mcu échappe à ces phénomènes (fig. 1109). Par conséquent, plus tb et mcu seront proches de la base et de l'horizontale, et plus elles seront alignées, plus elles seront tenues pour apomorphes.

À l'exception d'*Hesperodes* (fig. 332), tous les

61. CHANDLER (*sous presse*) adopte une tout autre interprétation, et considère que ce que j'ai appelé « tb » chez les Bolitophilidae représente en réalité la continuation de la base de la médiane ; la véritable transverse basale serait celle que j'ai appelée médiocubitale. C'est aussi l'opinion de VOCKEROTH (1981).

Source : MNHN, Paris

Macrocerinae montrent une nette évolution vers la longitudinalisation et l'alignement, auxquels s'ajoute un effacement très sensible chez les *Robsonomyiini* (fig. 416, 423, 429), sauf chez le fossile *Kelneria* (fig. 401). Par contre, tous les *Keroplatini* montrent l'état plésiomorphe : les deux nervures courtes et formant un angle prononcé. Seuls font exception *Neoceroplatus* (fig. 758) et, à un moindre degré, *Paracerotelion* (fig. 813) et *Setostylus* (fig. 917). *Tolletia* représente un état fortement apomorphe, très particulier, où les deux transverses sont réduites, alignées et très basalisées (fig. 971). On remarque un autre écart du plan de base, et donc une apomorphie, chez *Euceroplatus* (fig. 523), où tb est punctiforme. La tendance à l'alignement et à la longitudinalisation n'est pas rare chez les *Orfeliini*, par exemple chez *Neoantlemon, Nicholsonomyia, Truplaya*, certains *Isoneuromyia*, etc.

Les deux sous-genres d'*Arachnocampa* représentent un cas très à part en ce sens que tb, alignée avec mcu et subverticale, a perdu ses rapports avec la transverse antérieure, rapports existants chez tous les Mycetophiloidea actuels et fossiles chez lesquels ta s'est conservée. Chez *Arachnocampa s. str.* (fig. 31), tb et mcu sont proximales à ta, tandis que c'est l'inverse chez *Campara*, où elles sont distales (fig. 252). Il semble qu'il y ait eu ici basalisation le long de la base du secteur médian, ou au contraire apicalisation le long du pétiole de la fourche médiane, mcu « suivant » tb dans l'un et l'autre cas. Cette rupture de la liaison avec la transverse antérieure représente un écart notable du plan de base des Mycetophiloidea, et à ce titre peut être considérée comme une apomorphie s'étant exprimée dans deux directions.

A.4.5.12. **Base de la médiane.**

L'affaiblissement ou la perte de la base de la médiane (M) fait partie du plan de base des Mycetophiliformia (HENNIG, 1954), mais cette section de nervure persiste cependant plus ou moins nettement chez certains d'entre eux, ce qui constitue naturellement une plésiomorphie. C'est le cas des Bolitophilidae, et de quelques Keroplatidae, dont surtout les Arachnocampinae, où cette nervure est aussi bien développée que le reste des nervures basses (fig. 30-31, 252). Chez le Macrocerinae du Crétacé *Schlueterimyia*, M est déjà réduite à une trace n'atteignant pas l'apex de la cellule basale (fig. 432-433), mais plusieurs Macrocerinae actuels ont conservé un état plus plésiomorphe, particulièrement *Hesperodes* (fig. 332) et *Vockerothia* (fig. 394), chez lesquels M est peu affaiblie à l'apex (*Hesperodes*), ou pas du tout (*Vockerothia*), et débouche véritablement sur la transverse basale, qui fait même un angle plus ou moins prononcé à ce niveau, comme chez les Keroplatinae *Orfeliini* du genre fossile et actuel *Palaeoplatyura*.

Cet état de caractère existe aussi chez certaines espèces de *Macrocera* (les synonymes *Promacrocera* Speiser, *Promacrocera* Armbruster et *Fenderomyia* Shaw ont été en partie fondés sur lui), mais il n'est jamais aussi prononcé que dans les deux genres précédents : il y a toujours dans ces cas un affaiblissement apical de M, qui ne se jette pas vraiment sans discontinuité sur tb (*cf.* fig. 35, 268). La base de la médiane est présente à l'état de trace chez tous les autres Macrocerinae sauf *Robsonomyia* (fig. 423). *Srilankana* (fig. 429) représente un cas particulier : la base de la médiane, incomplète proximalement comme chez les autres Macrocerinae à M réduite, a été capturée par Rs, visiblement épaissie sur son trajet. Cette capture, en tant que phénomène inhabituel de réduction du secteur basal de la médiane, représente une apomorphie relative.

Au contraire des Arachnocampinae et des Macrocerinae, la base de la médiane ne persiste que rarement chez les Keroplatinae. En ce qui concerne les *Keroplatini*, M est nette, bien qu'incomplète, chez *Cerotelion* (fig. 440) ; elle est courte et fine chez *Ctenoceridion* (fig. 498), absente dans tous les autres genres. Le cas n'est pas fréquent non plus chez les *Orfeliini*, où M n'est très distincte, on l'a dit, que chez *Palaeoplatyura*. Elle est indiquée par un pli scléri-fié coupant la cellule basale en deux chez certains *Isoneuromyia*, chez *Platyura, Schizocyttara* et le couple *Nicholsonomyia* + *Tamborinea* (*cf.* fig. 1128-1129) ; sa trace persiste cependant chez bon nombre d'autres genres non étroitement apparentés.

A.4.5.13. **Fourche médiane.**

Pétiole. — L'examen des prémycétophiloïdes et des Mycetophiloidea du Secondaire montre que le pétiole de la fourche médiane est le plus

Source : MNHN, Paris

souvent à peu près de la même longueur que ses branches (*cf.* fig. 1112). Cependant, ce pétiole est fréquemment plus court, comme chez certains Pleciomimidae (*Antefungivora*) et la plupart des Pleciofungivoridae. Si j'ai proposé un pétiole à peu près aussi long que la fourche dans le plan de base de la nervation des Mycetophiloidea (fig. 1104), il est cependant évident que ce pétiole a pu se raccourcir très tôt, et à de nombreuses reprises. La très grande majorité des Keroplatidae possèdent un pétiole très court, représentant moins du quart de la longueur des branches de la fourche, et sont donc apomorphes sur ce point, comme d'ailleurs beaucoup de Mycetophilidae, les Sciaridae étant ici demeurés fortement plésiomorphes. La longueur du pétiole de la fourche médiane par rapport à ses branches varie de façon clinale, et l'on ne l'utilisera que dans les cas de raccourcissement ou d'allongement prononcés.

Le premier de ces cas est celui du *Keroplatini Paracerotelion* (fig. 813), qui est donc ici apomorphe ; le même état existe chez les *Orfeliini* des genres *Platyura, Plautyra, Pyrtulina, Rhynchoplatyura.* Le pétiole est demeuré long chez le Macrocerinae *Microepimera* (fig. 416), *Schlueterimyia* (fig. 432-433) étant sur ce point intermédiaire entre ce genre et les autres Macrocerinae. L'effacement du pétiole de la fourche médiane est un phénomène peu fréquent chez les Keroplatidae ; lorsqu'il se produit, il intéresse aussi la base des branches de la fourche. Cette tendance évolutive s'observe chez certains Macrocerinae du genre *Chiasmoneura* (sous-genre *Chiasmoneura s. str.*, fig. 268), et chez les *Keroplatini* du genre *Xenokeroplatus* (fig. 981). Elle n'est pas rare chez les *Orfeliini*, mais il y subsiste toujours des traces distinctes du pétiole.

Branches. — La principale modification des branches de la fourche médiane porte sur leur interruption, soit basale, soit apicale. L'interruption apicale de la branche antérieure de la fourche médiane (M1) ne se produit ni chez les Arachnocampinae ni chez les Macrocerinae. Elle s'observe nettement chez les *Keroplatini* des genres *Hikanoptilon* (fig. 642), *Keroplatus* (fig. 35) et *Neoceroplatus* (fig. 758), moins visiblement chez les *Heteropterna* du sous-genre *Scrobicula* (fig. 630). L'interruption basale de la branche antérieure se rencontre chez les *Chiasmoneura s. str.* et les *Xenokeroplatus*, comme on l'a dit au sujet de l'effacement du pétiole ; les *Orfeliini* des genres *Apyrtula, Antlemon* et *Lyprauta*, à un moindre degré *Orfelia*, montrent aussi cette apomorphie.

L'interruption de la branche postérieure de la fourche (M2+3) avant la marge de l'aile est plus courante que celle de la branche antérieure. Comme dans les cas précédents, il s'agit bien entendu d'une apomorphie d'autant plus prononcée que la nervure sera interrompue sur une plus grande distance. Ce phénomène n'intéresse pas non plus les Arachnocampinae et les Macrocerinae. En ce qui concerne les *Keroplatini*, il affecte les genres *Ctenoceridion* (fig. 498, 506), *Euceroplatus* (fig. 523, 537-541), *Heteropterna* (fig. 548, 630), *Hikanoptilon* (fig. 642), *Keroplatus* (fig. 35), *Mallochinus* (fig. 739), *Neoceroplatus* (fig. 758), *Placoceratias* (fig. 821) et *Tergostylus* (fig. 946). Le cas où les deux branches de la fourche sont effacées avant la marge est bien entendu le plus apomorphe (*Keroplatus, Hikanoptilon, Neoceroplatus*). L'interruption apicale de M2+3 n'est pas rare non plus chez les *Orfeliini* : *Cloeophoromyia, Plautyra* (fig. 1118), *Truplaya, Xenoplatyura*, etc. Par contre, l'interruption basale de cette nervure est peu fréquente. Dans les groupes étudiés, elle n'intéresse qu'une seule espèce de *Macrocerini* du genre *Chiasmoneura, Ch. anthracina* de Meijere (fig. 268), et deux genres de *Keroplatini, Neoceroplatus* (fig. 758) et *Tolletia* (fig. 971).

Une modification beaucoup plus rare de la fourche médiane est la convergence de ses deux branches à l'apex : cet état de caractère, encore une fois, ne se présente que chez les Keroplatinae : *Duretina* (fig. 515) chez les *Keroplatini*, et quelques *Orfeliini* tels que *Tamborinea, Tylparua*, certains *Isoneuromyia* et *Asindulum*, et surtout les *Neoplatyura* australasiens à macrochètes membranaires longs et courbes mentionnés p. 426 (*cf.* COLLESS, 1966, fig. 2a).

Seront donc considérés comme apomorphes les états de caractères suivants de la fourche médiane :

* Pétiole de la fourche effacé.
* Pétiole de la fourche interrompu.
* Base de M1 interrompue.
* Apex de M1 interrompu.
* Base de M2+3 interrompue.
* Apex de M2+3 interrompu.
* M1 et M2+3 convergentes.

Source : MNHN, Paris

A.4.5.14. **Rameau postérieur de la médiane.**

Comme les précédentes, cette nervure, qui représente en réalité M4+Cula [62], peut être effacée à la base et à l'apex. L'effacement basal est une tendance évolutive typique des Macrocerinae, où il s'accompagne le plus souvent d'un infléchissement de la base de la nervure vers Cu1b. Effacement et infléchissement vont de pair chez les *Macrocerini* des genres *Angazidzia* (fig. 259), *Chiasmonaura* (fig. 268, 285, 309), *Chiasmoneurella* (fig. 326), et *Paramacrocera s. str.* (fig. 374), ainsi que chez tous les *Robsonomyiini* (fig. 401, 416, 423, 429), et même chez le plésion *Schlueterimyia* (fig. 432-433). Dans les rares genres de *Macrocerini* restants, M4+Cula n'est pas interrompue mais quand même infléchie vers Cu1b, sauf chez *Vockerothia* (fig. 394), ce qui empêche de considérer cette déviation du plan de base comme une autapomorphie des Macrocerinae (MATILE, 1982b). L'interruption basale de la nervure, courante comme on l'a vu chez les Macrocerinae, est rare au contraire chez les Keroplatinae. Elle n'affecte que deux genre de *Keroplatini* : *Neoceroplatus* (fig. 758) et *Tolletia* (fig. 971), et quelques genres d'*Orfeliini* comme *Lyprauta*, *Pyrtulina* et les *Neoplatyura* australasiens (*cf.* p. 426).

Ni les Arachnocampinae ni les Macrocerinae ne montrent d'interruption apicale de M4+Cula. Celle-ci n'est pas rare chez les Keroplatinae : elle se présente, plus ou moins prononcée, chez les *Keroplatini* des genres *Euceroplatus* (fig. 523), *Keroplatus* (fig. 35), *Placoceratias* (fig. 821) et surtout *Neoceroplatus* (fig. 758), ainsi que chez certaines espèces d'*Heteropterna* (fig. 586). Le caractère est courant chez les *Orfeliini* : *Plautyra* (fig. 1118), *Ralytupa*, *Pyrtulina*, *Truplaya*, *Cloeophoromyia*, etc.

A.4.5.15. **Rameau postérieur de la cubitale antérieure.**

Dans son état plésiomorphe, la branche postérieure de la cubitale antérieure (Cu1b) est entière et peu courbée (voir le plan de base des Diptères, fig. 29). L'état peu courbé est le plus répandu chez les formes fossiles (p. ex. fig. 1105) et chez les familles actuelles primitives (p. ex. les Tanyderidae, fig. 1106, les Pachyneuridae, fig. 1107), mais les mycétophiloïdes du Secondaire montrent déjà, parfois, une nervure Cu1b fortement recourbé à l'apex vers la base de l'aile (*Mesosciophila, Rhaetofungivora*, fig. 1112). Cette courbure apicale est donc apparue très tôt, et très souvent. On n'en tiendra donc compte que lorsqu'elle s'écartera très nettement de l'aspect général de cette nervure chez les Keroplatidae. C'est le cas des Macrocerinae des genres *Chiasmoneura* (fig. 268, 285, 309), des *Keroplatini* des genres *Duretina* (fig. 515) et *Hikanoptilon* (fig. 642), ainsi que de quelques *Orfeliini* tels que les *Neoplatyura* australasiens.

Comme pour les branches de la fourche médiane, l'interruption apicale de Cu1b ne se présente jamais chez les Arachnocampinae et les Macrocerinae. Chez les *Keroplatini*, outre *Neoceroplatus* (fig. 758), elle ne se produit que chez *Keroplatus* (fig. 35). Chez les *Orfelini*, cette nervure est nettement interrompue avant la marge chez *Apyrtula* et *Pyrtulina*, moins largement chez *Neoplatyura* et *Truplaya*. Je ne connais pas de cas d'interruption basale de Cu1b.

A.4.5.16. **Cubitale postérieure.**

Entière dans le plan de base des Diptères (*cf.* fig. 29 ; Architipulidae, fig. 1105 ; Tanyderidae, fig. 1106 ; Pachyneuridae, fig. 1107), la cubitale postérieure (Cu2) n'atteint jamais la marge de l'aile chez les Mycetophiloidea du Secondaire où elle est observable, ni même d'ailleurs chez d'autres Bibionomorpha fossiles encore plus plésiomorphes, comme les Protoligoneuridae (ROHDENDORF, 1962). C'est pourquoi l'aspect de l'apex de cette nervure, figuré en pointillé par ROHDENDORF (1946) chez *Mesosciophila venosa* Rohd. ne correspond sans doute pas à la réalité. Dans le plan de base des Mycetophiloidea (fig. 1104), je l'ai donc figurée s'interrompant un peu avant la marge de l'aile. Cette nervure s'est raccourcie à plusieurs reprises chez les Mycetophiloidea actuels, puisqu'elle est courte chez les Diadoci-

62. COMSTOCK (1918) recommande de ne jamais faire référence à M4 chez les Diptères. Cette nervure n'est jamais indépendante dans cet Ordre. D'après MCALPINE (1981), sa convexité indique qu'elle appartient au secteur cubital ; BYERS (1989) est d'une opinion contraire. Comme je l'ai expliqué plus haut, je n'ai utilisé M4 que pour faciliter la référence à HENNIG (1954).

Source : MNHN, Paris

diidae, courte ou longue chez les Keroplatidae, les Sciaridae et les Mycetophilidae (très raccourcie, notamment, chez les *Mycetophilini*). Sa longueur n'a donc pas une très grande importance phylogénétique.

Chez les Keroplatidae, l'état le plus fortement plésiomorphe s'est conservé chez les *Arachnocampa* du sous-genre *Campara* (fig. 252) et les *Keroplatini* du genre *Placoceratias* (fig. 821). En régle générale, Cu2 est courte chez les autres Keroplatidae. Elle l'est particulièrement chez *Chiasmoneurella* (fig. 326) pour les *Macrocerini, Micrepimera* (fig. 416) et *Robsonomyia* (fig. 423) pour les *Robsonomyiini, Cerotelion* (fig. 440), *Tergostylus* (fig. 946) et surtout *Xenokeroplatus*, où elle est vraiment rudimentaire (fig. 981), pour les *Keroplatini*. Chez les *Orfeliini*, Cu2 est particuliérement longue (plésiomorphe) chez des genres par ailleurs fortement évolués comme *Rhynchoplatyura* et *Nicholsonomyia* ; elle est fortement abrégée chez quelques autres genres : *Antlemon, Lutarpya, Macrorrhyncha, Neoantlemon, Pyrtulina* et *Rypatula*.

A.4.5.17. Anale.

Comme pour les nervures précédentes, l'anale (A1) est prolongée jusqu'à la marge de l'aile dans son état plésiomorphe. Son interruption apicale est extrêmement commune chez les Mycetophiloidea, et peut aller jusqu'à la disparition totale, comme chez la plupart des Lygistorrhinidae.

Chez les Arachnocampinae, A1 est entière chez *Arachnocampa s. str.* (fig. 31) et largement effacée chez *Campara* (fig. 252). Chez les Macrocerinae, cette nervure atteint la marge, ou est interrompue peu avant, dans la plupart des genres. Elle est nettement raccourcie chez *Chiasmoneura s. str.* (fig. 268), *Paramacrocera s. str.* (fig. 374), certains *Macrocera* (*M. pulchra* Tonn., *kaingangi* Lane) et *Micrepimera*, où elle ne subsiste qu'à l'état de trace (fig. 416). Les fossiles de l'ambre de la Baltique appartenant au genre *Kelneria* démontrent la première étape du morphocline d'effacement : A1 est largement effacée à l'apex, mais son trajet est jalonné par ses macrochètes (fig. 401). Le plus souvent, les *Keroplatini* montrent eux aussi une nervure anale complète ou brièvement effacée, mais A1 est fortement abrégée chez *Hikanoptilon* (fig. 642) et *Neoceroplatus* (fig. 758), très fortement chez *Tolletia* (fig. 971), tandis qu'elle est véritablement rudimentaire chez *Xenokeroplatus* (fig. 981). Ce cas d'extrême réduction existe aussi dans plusieurs genres d'*Orfeliini* : *Antlemon, Apyrtula, Pyrtulina* et *Tylparua*, tandis qu'on observe une large interruption chez *Laurypta, Lyprauta, Macrorrhyncha, Micrapemon, Neoditomyia, Orfelia, Pyratula, Rhynchoplatyura* et *Rypatula*. Bien entendu, plus A1 sera réduite, plus elle sera considérée comme apomorphe, mais la répartition du caractére montre que sa réduction a été largement soumise au parallélisme.

A.4.5.18. Axillaire.

Cette nervure (A2, Ax) est elle aussi complète dans le plan de base des Diptéres (fig. 29), mais elle est déjà réduite chez des Nématocéres primitifs comme *Protoplasa* (fig. 1106), et chez des Bibionomorpha peu évolués comme les Pachyneuridae (fig. 1107) ; c'est aussi le cas, pour autant que l'on puisse en juger, chez les prémycétophiloïdes et les mycétophiloïdes du Secondaire (*cf.* fig. 1112), avec cette restriction que le lobe postérieur de l'aile en est la partie la plus fragile, et a pu ne pas se conserver intégralement.

La nervure axillaire est réduite ou absente chez tous les Mycetophiloidea, et n'est mentionnée ici que pour souligner l'état particulièrement plésiomorphe d'*Hikanoptilon* (fig. 642 ; la courte «nervure» entre A1 et A2 est une sclérification secondaire correspondant á un pli), *Mallochinus* (fig. 739) et *Platyroptilon* (fig. 846). Encore s'agit-il d'un caractère à variation clinale, qui sera donc peu utilisable.

A.4.5.19. Cellule basale.

Dans son plan de base, la cellule basale de l'aile des Diptères est relativement grande puisque, limitée á l'origine par Rs et les transverses ta et tb, et divisée en deux par la base de M, elle s'étend jusqu'à la cellule discoïdale (fig. 29). La réduction progressive de cette cellule par basalisation des transverses ressort à l'évidence du travail de HENNIG (1954) comme de l'étude des tendances générales de la nervation menée pages 426 à 430. La cellule basale des Keroplatidae est de taille grande ou moyenne, mais quelques genres présentent une forte réduc-

Source : MNHN, Paris

tion : *Kelneria, Robsonomyia* et *Srilankana* chez les Macrocerinae *Robsonomyiini* (fig. 401, 416, 423, 429), et surtout *Tolletia* chez les Keroplatinae *Keroplatini* (fig. 971). Cet état de caractère sera bien entendu tenu pour apomorphe.

A.4.5.20. Ciliation des nervures.

TILLYARD (1918, 1919) a fait remarquer que dans le complexe panorpoïde les formes les plus primitives de chaque ordre portaient des macrochètes sur les principales nervures longitudinales, tandis que les transverses en étaient dépourvues (c'est l'un des critères par lesquels il affirme la nature longitudinale de la « transverse médiocubitale » de COMSTOCK, 1918, chez les Diptères). EDWARDS (1926) souligne cependant que lorsqu'une nervure longitudinale se transversalise, elle peut perdre ses macrochètes et, inversement, que lorsqu'une transverse se longitudinalise, elle peut en acquérir (EDWARDS cite ici le cas des Sciaridae). Quoi qu'il en soit, il est clair que la situation plésiomorphe de la ciliation des nervures longitudinales est un jeu dorsal et un jeu ventral de macrochètes. Il ne semble pas que les auteurs ayant abordé le problème de la ciliation des nervures se soient beaucoup intéressés à la face ventrale de l'aile, probablement parce que sur cette face les nervures portent beaucoup moins de macrochètes que sur la face dorsale. Son étude chez les Keroplatidae a cependant révélé quelques faits intéressants.

En effet, les Arachnocampinae et les Keroplatinae *Keroplatini* se distinguent des autres Keroplatidae par le fait que chez eux toutes les nervures sont dénudées à la face ventrale, sauf la costale. Il existe deux exceptions chez les *Keroplatini, Placoceratias*, où la base de la sous-costale et la fusion radiomédiane sont ciliées ventralement, ainsi que Rs dans le groupe *longimanus*, et surtout *Hikanoptilon*, qui porte des cils ventraux sur Sc, frm, R4+5 et R5. Ces deux genres sont donc sur ce plan fortement plésiomorphes.

La situation de la face ventrale des nervures chez les Macrocerinae est très variable, aucune d'entre elles n'étant dénudée, ou ciliée, chez tous les genres composant la sous-famille. Cependant, si l'on examine la répartition par tribus, on constate que R1, R4+5 et R5 sont dénudées à la face ventrale chez tous les *Robsonomyiini* actuels. La très grande majorité des *Orfeliini* montre au moins R5 ciliée ventralement ; il est rare que toutes les nervures soient dénudées à la face ventrale (certains *Isoneuromyia*), mais autant que je puisse en juger par les sondages effectués, les nervures basses (médianes, cubitales et anales) sont toujours dénudées.

En ce qui concerne la face dorsale des nervures, R1, R4+5 et R5 sont presque toujours ciliées. Les quelques exceptions sont représentées chez les *Keroplatini* par *Tergostylus*, où la ciliation dorsale de R4+5 peut se réduire à quelques cils apicaux, et *Xenokeroplatus*, où R4+5 est ciliée ou dénudée sur la moitié basale selon les espèces, et R5 toujours entièrement dépourvue de macrochètes. La sous-costale est le plus souvent dénudée dorsalement aussi bien que ventralement, mais des Macrocerinae tels que *Paramacrocera* et *Chiasmoneurella*, le *Keroplatini Hikanoptilon*, l'*Orfeliini Palaeoplatyura*, ont une sous-costale entièrement ciliée, tandis que d'autres genres montrent au moins quelques cils apicaux. Les nervures basses sont nues à la face dorsale chez la quasi-totalité des *Keroplatini*, à l'exception de quelques cils sur Cu1b chez certains *Heteropterna*, et sur l'anale chez les genres *Cerotelion, Ctenoceridion, Hikanoptilon* et quelques *Keroplatus*, l'anale étant plus largement ciliée chez *Mallochinus, Rocetelion* et certains *Setostylus*. La condition est très variable chez les *Orfeliini*, mais la dénudation dorsale des nervures basses est l'état le plus courant.

La distribution des macrochètes des nervures alaires des Keroplatidae indique qu'en dehors d'une tendance générale à la dénudation dorsale des nervures basses, les pertes de ciliation ont été très nombreuses. On considérera que moins une nervure porte de macrochètes, plus elle est dans un état apomorphe, mais il est évident que ce type de caractère ne peut permettre de proposer de synapomorphies bien significatives.

A.4.6. RÉDUCTION ALAIRE

HACKMAN (1964) définit les Insectes brachyptères comme ceux à ailes nettement réduites, ne permettant pas le vol, mais sur lesquelles les nervures radiales sont encore distinctes. Les sténoptères ont des ailes longues et très étroites, à nervures antérieures bien marquées, et les microptères possèdent des ailes rudimentaires à

Source : MNHN, Paris

nervures généralement effacées. Les aptères ne possèdent au plus que de petites « écailles » au niveau des ailes.

Chez les Mycetophiloidea, les cas de réduction alaire n'ont longtemps été connus que chez divers Sciaridae (*Allopnyxia, Epidapus, Hyperlasion, Pnyxia...*). En dehors de cette famille, on ne connaissait aucun Mycetophiloidea á ailes réduites [63], jusqu'á ce que VOCKEROTH (1972) décrive le genre *Baeopterogyna*, du Yukon et de l'Alaska, retrouvé ensuite en Hongrie (MATILE, 1975a). Chez ce Mycetophilidae Sciophilinae, le mâle a des ailes normales, tandis que la femelle est sténoptère, avec la médiane simple et la fourche postérieure réduite à Cu1b (fig. 1119).

La découverte par DAVIES et DREUX de la femelle de l'espéce antarctique *Macrocera crozetensis* Colless m'a ensuite permis de signaler le premier Keroplatidae brachyptére (MATILE, 1975b ; *cf.* fig. 348-350). Comme chez *Baeopterogyna*, l'aile du mâle est normale, tandis que celle de la femelle est réduite, le secteur médian n'étant plus représenté que par une trace apicale, M4 largement effacée, ainsi que Cu1b, mais Cu2 et l'anale encore distinctes (fig. 1120). Lors d'une mission en République populaire du Congo, j'ai récolté une femelle sténoptére d'un Mycetophilidae Mycomyinae pour laquelle j'ai établi le genre *Moriniola* (MATILE, 1976b), dont l'aile a perdu son champ anal et les nervures M4 et R4 (fig. 1122). Un autre Mycetophilidae sténoptére, appartenant cette fois aux Leiinae, a été décrit d'Amérique du Nord par VOCKEROTH (1981) ; chez cette espéce, le sténoptérisme affecte les deux sexes, ce qui est tout à fait exceptionnel. Il s'agit d'un *Boletina* (genre dont les autres représentants ont des ailes normales), chez lequel le sténoptérisme est un peu moins prononcé que chez la femelle de *Moriniola* (fig. 1121). Contrairement à *Baeopterogyna* et à *Macrocera crozetensis*, les deux derniéres espéces ne montrent pas de resserrement des nervures longitudinales le long du bord costal, ni la réduction du champ médian ; á ce titre, elles sont nettement moins apomorphes. Enfin, j'ai reçu de mon collègue et ami J. R. VOCKEROTH des échantillons d'un genre encore inédit d'*Orfelitni*, du Népal, dont les mâles sont normalement ailés, mais les femelles totalement aptères (fig. 1123) ; en dehors des Sciaridae, il s'agit du premier Mycetophiloidea à présenter ce phénoméne.

La réduction alaire fait donc partie des possibilités évolutives non seulement des Mycetophiloidea, mais aussi des Keroplatidae ; c'est pourquoi j'ai tenu á traiter briévement ce point, bien qu'il n'entre pas en jeu dans les analyses phylogénétiques du présent travail.

On sait depuis longtemps que la perte de la fonction du vol est une réponse adaptative à des

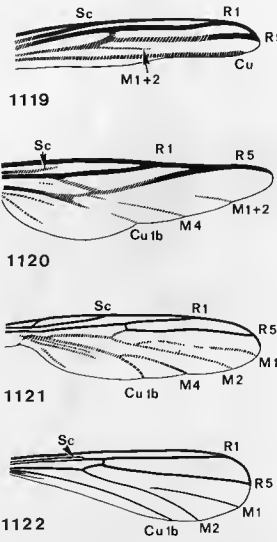


FIG. 1119-1122. — Réduction alaire chez les Mycetophiloidea : 1119, *Baeopterogyna nudipes* Vock. ; 1120, *Macrocera crozetensis* Colless ; 1121, *Boletina sp.* ; 1122, *Moriniola grilloti* Mat.

Fig 1119-1120 d'aprés Matile (1975b) ; fig. 1121 d'aprés Vockeroth (1981), mod. ; fig. 1122 d'aprés Matile (1976b).

63. Le genre *Pnyxia*, autrefois classé dans les Mycetophilidae Leiinae, appartient aux Sciaridae ; les genres á femelles aptéres introduits dans les « Mycetophilidae » par VENTURI (1970) appartiennent eux aussi à cette famille.

Source : MNHN, Paris

pressions sélectives dont les principales, lorsqu'il ne s'agit pas de parasitisme, de commensalisme, de phorésie ou de colonisation de milieux particuliers comme les grottes ou les terriers, sont le vent et le froid (BEZZI, 1916 ; BRAUNS, 1938 ; HACKMAN, 1964 ; BYERS, 1969 ; MANI & GIDDINGS, 1980 ; BRUNHES & DUFOUR, 1984). Cette pression sélective a sûrement joué pour *M. crozetensis* et le nouveau genre du Népal, l'un antarctique, l'autre montagnard. On aurait pu penser qu'il en irait de même pour *Baeopterogyna*, découvert dans le Grand Nord américain, si ce genre n'avait été retrouvé à basse altitude en Hongrie. La femelle de l'espèce hongroise n'est pas encore connue : elle pourrait être normalement ailée, sinon l'espèce représente sans doute une « relique » glaciaire. VOCKEROTH ne donne pas la localité de ses *Boletina* sténoptères. Le cas le plus curieux est certainement celui de *Moriniola*, capturé dans le massif forestier congolais du Mayombe, et donc à basse altitude. Les larves connues des Mycomyinae tropicaux tissent leurs toiles sur ou sous les carpophores des Champignons et les adultes sont tous normalement ailés ; on peut se demander quelle niche écologique inattendue, où joueraient de fortes pressions sélectives, peuvent bien occuper les *Moriniola*.

FIG. 1123. — Femelle aptère d'un genre inédit d'*Orfeliini* du Népal.

A.5. PRÉABDOMEN

J'ai déjà donné dans la Partie morphologique (p. 61) le plan de base du préabdomen des Keroplatidae : cylindrique, comptant huit segments non modifiés chez le mâle, sept chez la femelle. Segment I plus court que le II, segments II-VII subégaux, chez le mâle le VIII plus court que le VII. Sept stigmates abdominaux. Soies abdominales indifférenciées. On a aussi discuté, au sujet des Lygistorrhinidae et des Sciaridae (p. 379), le fait que la membrane intersegmentaire thoraco-abdominale n'englobait pas le métanotum.

Le préabdomen du Keroplatidae le plus ancien connu, *Schlueterimyia cenomanica*, montre bien ce plan de base où le segment VIII, entièrement visible, est déjà raccourci, le tergite l'étant davantage que le sternite (fig. 435). L'état du fossile ne permet pas de distinguer les stigmates, ni les sternites I à IV, plaqués contre leurs tergites. En ce qui concerne les stigmates, ceux-ci sont le plus souvent aussi invisibles sur les exemplaires conservés à sec ; je n'ai pas voulu ajouter à la mutilation d'exemplaires dont il fallait déjà éclaircir la tête et les genitalia, et les données concernant les stigmates seront par conséquent limitées aux espèces pour lesquelles je dispose de spécimens en alcool : elles n'auront donc valeur que de sondage.

La discussion qui suit la description du préabdomen chez *Arachnocampa*, chez *Macrocera* et chez *Keroplatus* (p. 63) a mis en évidence quelques écarts du plan de base : réduction des

Source : MNHN, Paris

segments V à VIII et du sternite I, perte de la première paire de stigmates, développement en hauteur des segments II à IV. Nous y ajouterons ici d'autres caractères de forme, de couleur et de ciliation du préabdomen tout entier, ainsi que de réduction des segments basaux et terminaux.

A.5.1. Forme

On a vu que le plan de base des Keroplatidae, et des Nématocères en général, comprenait un préabdomen allongé, cylindrique et étroit ; c'est la condition la plus répandue dans le sous-ordre. La tendance générale au raccourcissement est évidente dans tout l'ordre des Diptères, comme l'a souligné McAlpine (1981). Selon cet auteur, ce raccourcissement a lieu par coalescence des segments basaux, réduction ou coalescence des segments terminaux, rétraction télescopique des segments terminaux dans les segments basaux, flexion vers le bas et l'avant des segments terminaux, ou encore par combinaison de ces différents processus. Tous les Keroplatidae ont conservé un abdomen allongé, avec toutefois un segment I le plus souvent plus petit que les suivants et un télescopage plus ou moins prononcé du segment VIII dans le VII (mâle) ou dans les genitalia (femelle). Le préabdomen peut encore subir d'autres modifications, étudiées successivement ci-dessous.

A.5.1.1. Aplatissement dorsoventral.

Chez les Arachnocampinae, l'abdomen est grêle et cylindrique, donc dans son état plésiomorphe. C'est aussi le cas le plus répandu chez les Macrocerinae, mais les segments peuvent parfois être élargis et aplatis dans cette sous-famille. C'est le cas de *Chiasmoneura* (dont le préabdomen est plus court que chez les autres genres) et de *Chiasmoneurella*, genres où tous les segments sont aplatis. Un état intermédiaire est réalisé chez *Hesperodes*, *Robsonomyia* et *Srilankana*, dont les premiers segments abdominaux sont subcylindriques et les suivants aplatis.

Le préabdomen des *Keroplatini* est beaucoup plus fréquemment aplati. C'est le cas chez *Cerotelion* (fig. 436), *Ctenoceridion*, *Hikanoptilon*, *Mallochinus*, *Paracerotelion*, *Setostylus* et *Tergostylus*. L'état intermédiaire, avec les segments I et II cylindroconiques et les suivants aplatis, est réalisé chez *Heteropterna* et *Neoceroplatus*. L'aplatissement des segments préabdominaux peut affecter les femelles seulement ; c'est ce qui se produit chez *Euceroplatus*, *Heteropterna*, *Placoceratias*, *Platyroptilon*, *Xenokeroplatus* et, à un moindre degré, *Tergostylus*. Si l'aplatissement dorsoventral du préabdomen représente sans nul doute une apomorphie, la répartition de ce caractère et sa nature clinale obligent à l'utiliser avec précaution. Cette apomorphie est courante chez les *Orfeliini*, dans des genres non étroitement apparentés comme *Orfelia* et *Platyura* [64].

A.5.1.2. Aplatissement latéral.

Cet écart du plan de base n'est mentionné ici que pour mémoire, car il s'agit d'une tendance évolutive propre aux Keroplatinae *Orfeliini*. Elle affecte notamment le groupe *Cloeophoromyia*, formé outre ce genre de *Truplaya*, *Urytalpa* et

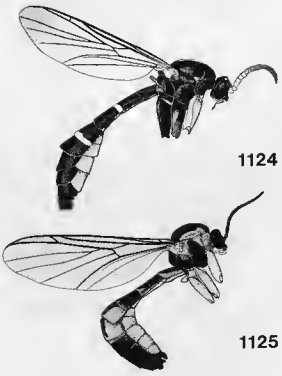


Fig. 1124-1125. — Pétiolation de l'abdomen chez les *Orfeliini* : 1124, *Truplaya* ; 1125, *Urytalpa*.
Fig. 1124 d'après Matile (1978c).

64. Ce dernier nom générique vient évidemment de cet état de caractère.

Source : MNHN, Paris

Xenoplatyura, dont elle représente l'autapomorphie (MATILE, 1978c). Chez ces genres, l'aplatissement latéral du préabdomen est corrélé avec une croissance en hauteur des tergites postmédians, ce qui lui donne un aspect pétiolé (fig. 1124). Il s'accompagne aussi d'une courbure ventrale plus ou moins prononcée des segments terminaux, qui peut atteindre plus de 90° chez certains mâles d'*Urytalpa* (fig. 1125), et d'un certain développement en hauteur des sternites postmédians. J'ai déjà fait remarquer (MATILE, 1978c) que l'abdomen de *Lapyruta fasciventris* (Williston) avait lui aussi une forme pétiolée, provenant de modifications d'un autre type. Il s'agit chez ce genre d'une expansion corrélée des faces latérales des tergites et des sternites médians (fig. 1126). Une structure analogue existe aussi chez certains *Isoneuromyia* mimétiques d'Hyménoptères, comme le néotropical *I. sesiiformis* (Edwards), où l'aspect pétiolé du préabdomen vient de ce que l'expansion des sternites n'affecte pas les deux premiers.

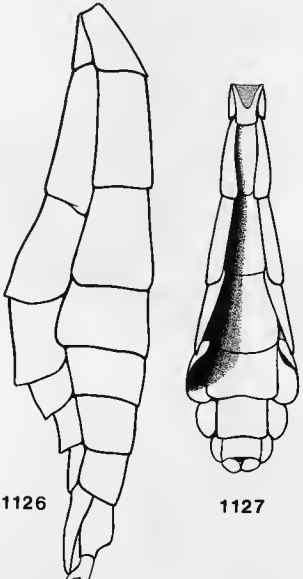


FIG. 1126-1127. — Modifications de l'abdomen chez les *Orfeliini* : 1126, *Lapyruta* ; 1127, *Tamborinea*.
Fig. 1127 d'après Matile (1981d).

A.5.1.3. Expansion latéroventrale.

Une autre tendance évolutive du préabdomen, propre aux *Orfeliini*, se présente chez certaines autres espèces mimétiques d'Hyménoptères. Il s'agit de deux espèces australiennes, *Nicholsonomyia vespiformis* Tonnoir et *Tamborinea commoni* Matile et de deux espèces orientales, *Isoneuromyia polybioides* (Edwards) et une espèce inédite du même genre, mimétique d'Ichneumonide. Chez ces espèces, les tergites forment des expansions latérales qui se replient au-dessus des sternites, élargissant ainsi les segments médians de l'abdomen, dont le pétiole est formé par les segments basaux non ou peu modifiés. Cet aspect est celui des *Isoneuromyia* mentionnés plus haut et de *Tamborinea* (fig. 1127). La poursuite du morphocline est démontrée par *Nicholsonomyia*, où les expansions latérales des tergites III-V du mâle sont particulièrement développées, donnant au préabdomen une forme d'abord longuement pétiolée, puis ovoïde, tout à fait caractéristique des Vespides (fig. 1128). La femelle, quant à elle, mime plutôt les Ichneumonides, l'élargissement tergal étant apical (fig. 1129).

Un seul des taxa étudiés dans cette monographie présente un phénomène comparable, *Keroplatus tipuloides* Bosc, dont on a déjà dit que par son comportement et son habitus il minait les Guêpes du genre *Polistes* (pl. h.-t., 4). Le préabdomen de la femelle de *K. tipuloides* montre une croissance latérale démesurée des tergites II-IV, qui s'exerce aussi en largeur, les segments suivants étant très nettement raccourcis (fig. 66) ; les sternites sont saillants comme chez *Nicholsonomyia*. Le mâle présente les mêmes caractères, mais moins développés (fig. 64). Il s'agit ici d'une autapomorphie de *K. tipuloides*, les autres espèces du genre ayant un abdomen normal, cylindrique.

Source : MNHN, Paris

1128

1129

FIG. 1128-1129. — Habitus de *Nicholsonomyia vespiformis* Tonn. : 1128, mâle ; 1129, femelle.

Source : MNHN, Paris

A.5.2. Couleur

Le principe est ici le même que celui exposé au sujet de la coloration du scutum (p. 403) : un abdomen bicolore, soit qu'un segment ou plus porte des bandes transversales, soit qu'un ou plusieurs segments soient d'une couleur différente du reste, sera considéré comme apomorphe par rapport à l'abdomen unicolore. Aucune hypothèse ne sera émise sur la signification des couleurs noire, brune ou jaune terne (rappelons cependant que l'abdomen de *Schlueterimyia* est brun-noir). Les couleurs plus rares, et les ornementations moins simples que les bandes transversales seront tenues pour apomorphes. On notera que l'ornementation abdominale est souvent plus distincte chez les mâles que chez les femelles, comme l'ont fait remarquer Hutson, Ackland & Kidd (1980).

L'apparition du blanc argenté et du rouge est une tendance évolutive propre aux *Orfeliini*, et à deux genres seulement dans cette tribu. Des bandes transversales argentées sont présentes chez de nombreuses espèces de *Truplaya* (fig. 1124), et quelques espèces de ce genre présentent aussi une coloration rouge sombre des derniers segments (*T. erythropyga* Matile, pl. h.-t., 8), assez exceptionnelle chez les Mycetophiloidea (Matile, 1978c). Des bandes transversales jaune vif ou blanc argenté existent aussi chez de nombreux *Isoneuromyia*, tandis qu'une espèce est-africaine inédite de ce genre possède des bandes médianes et les deux segments prégénitaux rouge orangé. La présence de bandes transversales jaune vif corrélée à des modifications morphologiques du préabdomen traduit bien entendu une tendance au mimétisme d'Hyménoptères parasites ou prédateurs, propre aux Keroplatinae, mais n'étant apparue qu'une fois chez les *Keroplatini*.

A.5.3. Ciliation

De Souza Amorim (1982a) donne comme condition primitive des segments abdominaux des Scatopsidae la présence de soies longues et au contraire une pubescence quasi absente. La tendance évolutive de cette famille aboutit à une inversion de cet état, les sclérites, moins sclérifiés, devenant en majeure partie pubescents. Comme le préabdomen de *Schlueterimyia* est couvert de longues soies dressées et dispersées, de même que celui de *Kelneria* et des autres genres oligocènes connus, il est vraisemblable que l'interprétation de l'auteur brésilien est valable aussi pour les Keroplatidae, et les Mycetophiloidea en général.

Étant donné la nature clinale de ce caractère, où varient à la fois le nombre, la taille et la répartition des soies, on ne prendra ici en compte comme apomorphies que la longue pilosité, serrée et dressée, des *Hesperodes*, et la pubescence courte, serrée et couchée, de *Keroplatus tipuloides* Bosc. Chez certains *Orfeliini* (*Truplaya*, quelques *Isoneuromyia*), les soies abdominales se modifient plus ou moins en écailles serrées et couchées, et certains *Neoplatyura* portent des groupes de soies abdominales plus serrées formant comme des taches, mais ces phénomènes n'apparaissent pas chez les Keroplatidae étudiés ici.

A.5.4. Stigmates

Le nombre primitif des stigmates abdominaux des Diptères est de huit paires, mais il est le plus souvent réduit à sept, au moins chez les mâles, par perte de la première paire ; celle des stigmates VII et VIII n'est pas rare non plus (Young, 1921 ; Hennig, 1973 ; McAlpine, 1981). Entre autres arguments pour exclure les Anisopodoidea des Bibionomorpha, Tuomikoski (1961) note que dans cette superfamille les stigmates sont placés à la partie supérieure de la membrane intersegmentaire, sous le bord des tergites, alors que chez les Bibionomorpha ils se trouvent au milieu de cette membrane. Hennig (1973) ne semble pas avoir retenu ce caractère, puisqu'il continue à placer les Anisopodiformia dans les Bibionomorpha. McAlpine *et al.* (1981), au contraire, placent ce groupe comme l'une des superfamilles des Psychodomorpha. Les explications concernant leur classification doivent malheureusement attendre la parution du troisième volume du « *Manual*... », auquel Hennig lui-même a collaboré en ce qui concerne la classification et la phylogénie (*cf.* Hennig, 1968 ; McAlpine *et al.*, 1981).

Vockeroth (1981) a signalé la perte des stigmates I, et parfois celle des II, chez certains Mycetophiloidea, sans préciser dans quels genres il avait observé cette disparition. Ce problème demande de toute évidence à être étudié dans toute la superfamille, ce que je n'ai pu faire pour

Source : MNHN, Paris

des raisons matérielles, comme je l'ai exposé plus haut (l'étude des stigmates antérieurs exige le plus souvent, outre le simple potassage de l'abdomen, une dissection et une coloration au noir chlorazol). Quoi qu'il en soit, la présence des stigmates I chez *Arachnocampa* et *Macrocera* ne peut être que plésiomorphe. Je n'ai pas trouvé trace de ces stigmates chez les Keroplatinae examinés, et cette perte représente sans doute une autapomorphie de la sous-famille. Notons cependant qu'elle a dû se produire à plusieurs reprises chez les Mycetophiloidea, puisque les stigmates I sont absents chez *Ditomyia* et *Mycetophila*. Ils sont présents au contraire chez *Bolitophila* où, comme les II et III, ils ne sont pas entourés d'un anneau sclérifié ; ils ne peuvent être vus qu'après coloration. C'est aussi le cas des stigmates I lorsqu'ils sont présents chez les Keroplatidae ; ils sont alors également en position dorsale. Je propose ici le morphocline allant du stigmate entouré d'un anneau sclérifié, et en position médiane, au stigmate dépourvu d'anneau, et en position dorsale, puis à la disparition. Dans ces conditions, les stigmates abdominaux dorsaux des Anisopodoidea représenteraient bien une apomorphie relative de cette superfamille, comme l'a suggéré TUOMIKOSKI (1961).

A.5.5. STERNITE I

On a vu dans la Partie morphologique que ce sternite, entier chez *Arachnocampa* (fig. 21, 59), se trouvait plus ou moins réduit chez *Macrocera* (fig. 24, 62) et *Keroplatus* (fig. 28, 65). YOUNG (1921) a montré que le sternite I était souvent réduit chez les Diptères, et même parfois entièrement membraneux. Chez les Mycetophiloidea, VOCKEROTH (1981) signale que sa taille est souvent réduite et qu'il peut prendre une forme en V, mais pas plus que pour les stigmates il ne cite la répartition de cet état de caractère. En ce qui concerne les Scatopsidae, DE SOUZA AMORIM (1982a) souligne que dans l'état le plus plésiomorphe, les sternites du préabdomen sont bien sclérifiés et aussi grands que les tergites. La taille des sternites diminue ensuite, l'ultime étape du morphocline étant représentée par un sternite en bande étroite, parfois divisé en deux par une zone désclérifiée. Ce dernier cas se présente notamment chez les Sciaridae (STEFFAN, 1966) et chez certains Mycetophilidae, mais il n'existe jamais chez les Keroplatidae.

En ce qui concerne cette famille, la plésiomorphie des Arachnocampinae, à sclérite complet, ne paraît pas faire de doute par rapport à la réduction apicale de *Macrocera* ou à la réduction basale de *Keroplatus*. Cependant, le caractère est très variable chez les Macrocerinae. Ainsi, *Chiasmoneura, Chiasmoneurella* et *Vockerothia* ont un sternite entier, tandis qu'il est plus ou moins échancré à la base chez les autres genres (je n'ai pu l'observer chez *Schlueterimyia*, ni chez *Kelneria*). Par contre, tous les Keroplatinae examinés ont un sternite plus ou moins profondément échancré en V à la base. Cet état de caractère est particulièrement marqué chez *Mallochinus* (fig. 738) et *Nauarchia* (fig. 748), où ce sclérite est réduit à un étrier. Cette apomorphie est cependant apparue de nombreuses fois chez les Mycetophiloidea, comme le démontre sa répartition chez les Keroplatidae et le fait qu'elle est également présente chez les Ditomyiidae (fig. 1130). Chez les Mycetophilidae du genre *Mycetophila*, l'état est aussi apomorphe que chez *Mallochinus* et *Nauarchia* (fig. 1131). Clinale et soumise au parallélisme, la désclérification du sternite I ne sera donc que de peu d'utilité dans les analyses phylogénétiques.

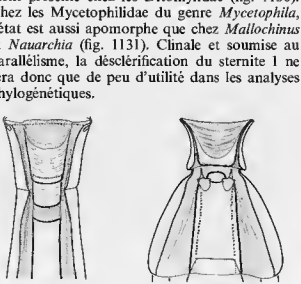


FIG. 1130-1131. — Base de l'abdomen, vue ventrale : 1130, *Ditomyia* (Ditomyiidae) ; 1131, *Mycetophila* (Mycetophilidae).

A.5.6. SEGMENT II

A.5.6.1. Tergite.

D'après DE SOUZA AMORIM (1982a), la division du tergite abdominal II en un petit prétergite et un grand post-tergite représente l'une

Source : MNHN, Paris

des synapomorphies indiquant la monophylie de l'ensemble formé par les Bibionomorpha et tous les Brachycères. L'auteur brésilien attribue cette hypothèse à HENNIG (1958), mais je n'ai pu la retrouver dans cette publication, ni dans les travaux de HENNIG évoquant ce problème (1954, 1969, 1973, 1981) ; la seule synapomorphie mentionnée par celui-ci, et encore, avec réserves et sur la suggestion de BRUNDIN, est le grand développement des latérotergites dans ces taxa. HENNIG (1973) n'évoque pas ce problème dans son chapitre du « Handbuch... » consacré au prèabdomen, et je n'ai pu en trouver mention dans la littérature se trouvant à ma disposition.

DE SOUZA AMORIM indique que chez les Sciaridae, prè-tergite et post-tergite ne sont séparés que latéralement, et que les deux sclérites ainsi formés sont uniformément pubescents. Chez les Canthyloscelidae du genre *Araucoscelis*, le tergite est séparé de la même manière, mais le prè-tergite est dénudé. Chez les Scatopsidae Aspistinae, la séparation est très fine, ce que DE SOUZA AMORIM interprète comme secondaire, et donc apomorphe. C'est le même état que celui des Aspistinae que l'on rencontre chez les Keroplatidae, comme on peut le constater dans les trois genres étudiés dans la Partie morphologique (fig. 59, 62, 65), mais l'examen de ce caractère requiert non seulement le potassage de l'abdomen, mais encore sa dissection et sa coloration, le prétergite étant très difficile à voir et dissimulé par la marge postérieure du tergite I. Ce caractère ne sera donc pas utilisé par la suite, mais j'ai cru devoir le mentionner ici en raison de son intérêt phylogénétique au niveau de la classification supérieure des Diptères. On notera que YOUNG (1921) et STEFFAN (1966), chez les Sciaridae, ont interprété le pré-tergite II comme un post-tergite I ; les structures décelables chez les autres Mycetophiloidea semblent bien, cependant, en faveur d'une fragmentation du tergite II, plutôt que du I.

A.5.6.2. Sternite.

YOUNG (1921) signale que le sternite II se subdivise communément en deux parties chez les Diptères, et cite à ce sujet *Nephrotoma* (sous le nom de *Pachyrrhina* ; Tipulidae), *Plecia* (Bibionidae) et plusieurs Brachycères. L'examen de ses figures montre en tout cas qu'il s'agit du cas le plus général chez les Tipuloidea. Il semble toutefois y avoir confusion, là aussi, entre la division du sternite I et celle du sternite II. L'examen de cette région chez les Keroplatidae comme chez d'autres Mycetophiloidea (p. ex. *Mycetophila*, fig. 1131) laisse à penser que c'est le deuxième sternite qui est en cause. Cependant, l'aspect de *Ditomyia* (fig. 1130) est ambigu : le sclérite intercalaire dépend-il du sternite I ou du sternite II ? Là encore, une étude beaucoup plus attentive s'impose.

Faute d'avoir pu l'entreprendre dans le présent travail, lorsqu'il existe une pièce entre sternite I et sternite II, elle a été nommée sans autre précision « sclérite intercalaire ». Comme je l'ai dit plus haut, je pense qu'il s'agit du deuxième, mais je n'exclus pas la possibilité de divisions ou de fusions secondaires. En principe, comme l'un des deux sternites est nettement divisé chez les Tipuloidea, comme chez les Ditomyiidae, les plus primitifs des Mycetophiloidea, et sous toutes réserves, j'interprèterai la présence d'un « sclérite intercalaire » distinct comme une plésiomorphie. C'est le cas des *Keroplatini* des genres *Cerotelion*, *Ctenoceridion*, *Hikanoptilon* et *Mallochinus*.

A.5.7. SEGMENT VIII MÂLE

Le plan de base du segment VIII est bien entendu qu'il soit aussi long que le VII et non télescopé dans ce dernier. On a vu que chez les Mycetophiloidea, le huitième segment était déjà raccourci par rapport au septième. Il convient ici de distinguer le prèabdomen mâle de celui de la femelle. La tendance évolutive du segment VIII mâle est en effet de se raccourcir et de s'invaginer dans le septième, sans autres modifications. Chez la femelle, le sternite VIII au moins est annexé par les genitalia, ce sclérite se divisant longitudinalement en deux parties, séparées par une zone membraneuse. Les bords internes des deux sclérites ainsi formés se recourbent à l'apex pour former les valves hypogyniales, de part et d'autre de l'atrium génital. Le segment VIII femelle sera donc étudié avec le postabdomen.

Il n'y a aucune difficulté à concevoir le sens de l'évolution du segment VIII mâle : à partir d'une condition primitive telle que celle des Arachnocampinae (fig. 58), où le segment est environ moitié plus court que le précédent, et à peine enfoncé à la base sous celui-ci, le segment devient

Source : MNHN, Paris

de plus en plus court et se dissimule de plus en plus sous le VII, comme chez *Macrocera* (fig. 77), pour finir par se rétracter quasi entièrement sous le segment VII, comme chez *Keroplatus* (fig. 80-82), ce dernier état étant bien entendu le plus apomorphe.

Dans les taxa étudiés ici, le segment VIII, presque entièrement visible chez les Arachnocampinae, dépasse largement du VII chez la plupart des Macrocerinae. Toutefois, seul l'apex en est visible chez *Micrepimera* et *Chiasmoneura*, tandis qu'il est totalement télescopé chez *Angazidzia*, genre à ce titre fortement apomorphe. Chez les *Keroplatini*, le segment VIII reste bien développé chez *Heteropterna, Paracerotelion, Placoceratias* et *Xenokeroplatus* ; les autres genres n'en laissent voir que l'apex, sauf *Rocetelion* et *Duretina*, chez lesquels ce segment est entièrement invisible, et *Tergostylus*, où seul l'apex du sternite dépasse du septième segment. La condition est également variable chez les *Orfeliini*. Au cours de cette évolution, le tergite se réduit davantage que le sternite, fait déjà constaté par Munroe (1974) pour les Ditomyiidae du groupe *Symmerus*. Il s'agit ici d'une règle générale, et plus le tergite sera réduit par rapport au sternite, plus il sera tenu pour apomorphe.

A.6. Postabdomen mâle

J'ai déjà donné les éléments du plan de base du postabdomen mâle des Mycetophiloidea (p. 65), ainsi qu'un schéma de celui-ci (fig. 68). En raison de la complexité des organes en cause, il était en effet impossible d'aborder la nomenclature et la description des différentes pièces sans définir au préalable ce plan de base. Comme je l'ai précisé alors, aucune espèce ne présente en même temps tous les états plésiomorphes du postabdomen mâle. Par ailleurs, les variations du plan de base sont innombrables dans toute la superfamille, sauf chez les Bolitophilidae et les Diadocidiidae, familles monotypiques, et chez les Lygistorrhinidae et les Sciaridae, qui sont relativement homogènes sur ce plan.

La rotation de l'hypopyge, discutée page 67, est bien évidemment apomorphe. Elle ne se présente que chez trois genres de *Keroplatini, Keroplatus, Neoceroplatus* et *Placoceratias*. Quant aux tendances évolutives des différentes pièces, elles seront envisagées ici successivement, quelques points de détail n'étant mentionnés que lors des analyses proprement dites.

A.6.1. Épiprocte

On a vu (p. 64) que le dixième segment abdominal des Diptères portait primitivement, au-dessus de l'anus, un épiprocte s'ajoutant aux surstyles, aux cerques et à l'hypoproctе (fig. 67). Chez les Diptères actuels, l'épiprocte est généralement peu développé ou absent (McAlpine, 1981). La sclérification sagittale et dorsale des Arachnocampinae, étroite et dénudée chez *Arachnocampa s. str.* (fig. 69), plus large et ciliée chez *Campara* (fig. 253), a été interprétée comme représentant l'épiprocte, dont elle occupe l'emplacement théorique. Je l'aurais volontiers considérée comme une simple sclérification secondaire, si elle n'avait été sétifère dans l'un des deux sous-genres. Si mon analyse est correcte, la persistance de ce sclérite chez les Arachnocampinae représenterait donc une forte plésiomorphie ; il a disparu chez tous les autres Mycetophiloidea. On notera qu'il existe chez certains *Cerotelion* (espèces néo-zélandaises), à l'emplacement de l'épiprocte, entre les cerques, un petit sclérite allongé ; je ne peux dire s'il s'agit là aussi de la persistance d'un épiprocte, mais je serais plutôt en faveur d'une sclérification secondaire.

A.6.2. Tergite X et surstyles

On a vu dans la Partie morphologique (p. 64) que, comme l'épiprocte, les surstyles faisaient partie du plan de base des Diptères (fig. 67), et qu'ils étaient primitivement articulés au tergite X. Cette condition plésiomorphe se rencontre chez les Ptychopteridae, où le tergite X persiste dans son état complet (Crampton, 1942 ; Hennig, 1973 ; McAlpine, 1981). Il existe des surstyles de ce type chez d'autres Nématocères tels que les Blephariceridae et certains Tipulidae (Byers, 1961 ; McAlpine, 1981). Hennig (1973) signale des surstyles chez certains Mycetophiloidea, en l'occurrence les Ditomyii-

Source : MNHN, Paris

dae du genre *Symmerus*. Cependant MUNROE (1974) a interprété ces structures, chez le même groupe, comme des cerques, tandis que l'absence de surstyles est implicite dans les caractères généraux du postabdomen mâle des Mycetophiloidea donnés par VOCKEROTH (1981) et STEFFAN (1981). Les surstyles sont surtout bien développés chez les Brachycères, où ils peuvent plus ou moins fusionner avec des lobes secondaires du tergite IX.

Il paraît exister plusieurs interprétations des surstyles (voir p. ex. la discussion de GRIFFITHS, 1972), et la répartition de ces structures chez les Diptères semble autoriser à s'interroger sur leur homologie à travers l'ordre, comme le montre la confusion entre cerques et surstyles au sujet des Ditomyiidae. Chez ces derniers, l'ambiguïté provient du fait qu'il n'existe que deux lobes dorsolatéraux au proctigère : ou les surstyles n'existent pas, ou les cerques ont disparu. Ce n'est pas le cas chez *Arachnocampa*, où les deux paires de sclérites sont présentes ensemble (fig. 69, 253), et je ne pense pas m'égarer en interprétant les deux petits sclérites latéraux articulés au tergite IX comme des restes du tergite X.

Celui-ci est demeuré présent chez de nombreux Diptères Nématocères, et même chez des Brachycères primitifs tels que les Rhagionidae. Chez les Bibionomorpha, il a disparu chez les Mycetophiloidea (encore que VOCKEROTH, 1981, en mentionne l'existence chez quelques-uns, sans préciser lesquels) et les Cecidomyioidea. Il est cependant distinct chez des Bibionomorpha primitifs tels que les Aximyiidae (WOOD, 1981a), certains Anisopodidae (PETERSON, 1981) et Scatopsidae (DE SOUZA AMORIM, 1982a), où il forme une plaque dorsale, à l'apex du tergite IX. Sa présence est donc sans aucun doute primitive. Dans mon travail de 1986, j'avais interprété avec doute les sclérites latéraux d'*Arachnocampa* comme des surstyles. Cependant, ces sclérites sont articulés aux cerques, et ceux-ci ne sont jamais en relation directe avec les surstyles (MCALPINE, *comm. pers.*, 1989) ; ils ne peuvent donc représenter que le tergite X, réduit et divisé en deux.

A.6.3. HYPOPROCTE

L'hypoprocte est généralement présent chez les Diptères, mais il n'est pas possible de savoir, quand il n'existe qu'une seule pièce dans sa position, s'il n'inclut pas aussi des restes du sternite X, comme je l'ai déjà dit (p. 65). C'est certainement pourquoi MUNROE (1974), VOCKEROTH (1981) et STEFFAN (1981) parlent de la présence d'un sternite X chez les Mycetophiloidea, sternite qui peut être sclérifié ou membraneux, dénudé ou cilié. J'ai préféré suivre ici l'interprétation plus classique, considérant la pièce ventrale à l'anus comme un hypoprocte, auquel sont peut-être incorporés des restes du sternite X. L'état le plus courant de ce sclérite, et donc probablement le plus primitif, chez les Mycetophiloidea, est une simple plaque sclérifiée ventralement. L'hypoprocte largement encoché basalement des Arachnocampinae représente donc une apomorphie, de même que sa désclérification, ne laissant à son emplacement qu'une zone membraneuse, comme c'est notamment le cas de *Keroplatus*.

La plupart des Macrocerinae actuels montrent la condition plésiomorphe de l'hypoprocte, seuls faisant exception *Paramacrocera s. str.* et *Srilankana*, où ce sclérite est réduit à une bandelette bien plus courte que les cerques. Chez les *Keroplatini*, outre *Keroplatus*, deux autres genres, *Neoceroplatus* et *Tergostylus*, ont un hypoprocte entièrement membraneux. Chez *Nauarchia* et *Xenokeroplatus*, la région sclérifiée est réduite à un étrier. Il existe des conditions intermédiaires chez *Placoceratias* et *Platyroptilon*, tandis que *Rocetelion* se distingue en possédant des espèces avec chacun des trois états, ce qui montre à l'évidence que la désclérification de l'hypoprocte est fortement soumise au parallélisme.

Le cas de *Cerotelion* est particulier. En effet, le groupe de l'espèce-type possède un hypoprocte relativement plésiomorphe, cilié et bilobé, mais toutefois de taille réduite (fig. 441-442). Par contre, les espèces de la sous-région chilienne montrent une remarquable déviation du plan de base, l'hypoprocte, bien sclérifié, s'étant allongé et plus ou moins profondément bilobé à l'apex, qui peut porter des soies différenciées (fig. 472-473). Il est également modifié, mais moins fortement, dans le groupe néo-zélandais, où il s'allonge vers le bas, formant deux lames latérales verticales ciliées à l'apex (fig. 488-489). Une autre modification de l'hypoprocte se rencontre chez *Tolletia*, où ce sclérite est prolongé en pointe au-delà des cerques (fig. 973). Ces écarts sont bien entendu autant d'apomorphies.

Source : MNHN, Paris

On retrouve les mêmes variations chez les *Orfeliini*, à l'exception de celles des *Cerotelion* chiliens, qui sont uniques dans la famille des Keroplatidae. Il y a cependant un développement extraordinaire de l'hypoproncte chez certaines espèces des genres *Cloeophoromyia* (fig. 1165), et surtout *Xenoplatyura*, où ce sclérite s'allonge de façon hypertélique, corrélativement avec le tergite IX, pour former un tube tergoproctal presque aussi long que le préabdomen (MATILE, 1970c, 1984b). Ce caractère fortement apomorphe ne se présente toutefois que chez certaines espèces afrotropicales et néotropicales.

Enfin, chez la plupart des Mycetophiloidea, tergite IX et hypoproncte ne sont reliés que par une zone membraneuse. Chez deux genres de *Keroplatini*, *Heteropterna* et *Ctenoceridion*, une liaison sclérifiée peut exister entre tergite IX et hypoproncte. Elle prend la forme d'un pont apicolatéral plus ou moins développé (fig. 619-624) ; cette apomorphie se présentant sous différents états dans les genres en question, elle sera étudiée dans les analyses phylogénétiques appropriées. En résumé, les conditions suivantes de l'hypoproncte seront tenues pour apomorphes :

* Hypoproncte échancré, bilobé ou prolongé en pointe.
* Hypoproncte dénudé.
* Hypoproncte réduit à un étrier sclérifié, ou entièrement membraneux.
* Hypoproncte prolongé et bilobé à l'apex.
* Hypoproncte développé ventralement en deux lames latérales.
* Hypoproncte relié au tergite IX par un pont sclérifié.

A.6.4. Cerques

Dans leur condition primitive les cerques, appendices du segment XI, se présentent sous la forme de deux lobes ciliés situés de part et d'autre de l'anus (MCALPINE, 1981) ; ce sont les éléments baptisés « tergite X » chez les Mycetophiloidea (Sciaridae exclus) par HUTSON, ACKLAND & KIDD (1980). Présents chez presque tous les Diptères, ils sont absents ou fusionnés au reste du proctigère chez tous les Tipulomorpha (HENNIG, 1973), ce qui représente sans doute une autapomorphie de cet infra-ordre. Toujours présents chez les Mycetophiloidea, ils y conservent l'état plésiomorphe uniarticulé, mais ils peuvent être biarticulés chez certains Mycetophilidae tels que *Boletina* (fig. 1132) ou de nombreux *Exechiini* (TUOMIKOSKI, 1966a). Dans cette superfamille, ils ont subi quantité d'autres modifications de leur plan de base : allongement, apparition de processus diversement situés, de soies modifiées en spinules, etc.

FIG. 1132. — Cerques de *Boletina conformis* Siebke (Mycetophilidae).
D'après Matile, 1984c.

L'étude des tendances évolutives des cerques montre que l'une des plus fréquentes est la basalisation de leur insertion sur le tergite IX, qui les dissimule ainsi partiellement ou entièrement. Chez les Macrocerinae, ce phénomène ne se produit que chez les espèces australiennes du sous-genre *Paramacrocera s. str.* (fig. 377-380). Il est plus courant chez les Keroplatinae. Chez les *Keroplatini*, il intéresse *Paracerotelion* (fig. 814-815), *Tergostylus* (fig. 947-948) et *Xenokeroplatus* (fig. 982), ainsi que les *Heteropterna* du sous-genre *Scrobicula* (fig. 632-633). Dans cette tribu, cet état de caractère est souvent lié à l'allongement du tergite IX lui-même, comme si l'insertion des cerques n'avait pas « suivi » l'apex du tergite. Le même processus n'est pas rare chez les *Orfeliini*, tels qu'*Antlemon*, *Asindulum*, *Neoplatyura*, *Orfelia*, *Ralytupa* (fig. 1133), etc. La basalisation des cerques par rapport au tergite IX n'est cependant pas obligatoirement corrélée à l'allongement du tergite, puisqu'ils demeurent en position apicale chez les *Cloeophoromyia* et les *Xenoplatyura* à tube tergoproctal.

Chez les Macrocerinae, les cerques ne subissent guère que de faibles modifications clinales de forme et de longueur, sans grande signification phylogénétique. Tout au plus peut-on noter leur fort rétrécissement apical chez *Srilankana* (fig. 430). Il existe un rétrécissement moins

Source : MNHN, Paris

prononcé chez *Angazidzia*, mais les cerques s'y singularisent par leur fusion basale (fig. 260).

Les cerques des *Keroplatini* varient davantage. On remarquera leur allongement chez *Euceroplatus* et certains *Placoceratias*, où ils atteignent au moins la moitié de la longueur des gonostyles (fig. 525, 830-831), chez les *Keroplatus* du groupe *caribai* et chez les *Tergostylus* des groupes *plokiophilus* et *brevistylus* (fig. 947, 958-959, 961). Ils sont élargis et aplatis chez les espèces holarctiques du genre *Cerotelion* (fig. 456, 459, 462). Chez les *Neoceroplatus*, ils sont allongés chez certaines espèces et aplatis chez les autres (fig. 790-801), tandis que chez les *Keroplatus* du groupe *testaceus* ils sont à la fois élargis et rebordés ventralement, soit largement (fig. 673-675), soit seulement à l'apex, où ils forment un petit processus (fig. 693, 716). La répartition des caractères d'allongement et d'aplatissement montre qu'ils sont apparus à plusieurs reprises dans les groupes étudiés. La déviation la plus remarquable s'observe chez *Keroplatus heimi* Matile, où les cerques possèdent une paire de processus latéraux minces et fortement sclérifiés (fig. 720-721) ; il s'agit évidemment d'une forte apomorphie. À l'exception de cette dernière, on observe les mêmes variations chez les *Orfeliini*. Nous ne noterons qu'une apomorphie qui ne se présente pas chez les autres Keroplatidae, la présence de spinules serrées à la face dorsale des cerques chez la plupart des espèces du genre *Ralytupa* (fig. 1133 ; voir aussi MATILE, 1975c). Ce phénomène se présente aussi chez les Mycetophilidae du genre *Boletina* (fig. 1132) et quelques autres.

En résumé, dans les analyses phylogénétiques, nous prendrons en compte les apomorphies suivantes des cerques :

* Cerques allongés.
* Cerques aplatis.
* Cerques aplatis et rebordés.
* Cerques cornus.
* Cerques insérés à la face ventrale du tergite IX.

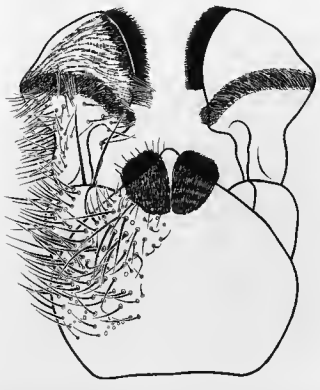


FIG. 1133. — *Ralytupa penicillata* Mat. (Keroplatidae), hypopyge, vue dorsale.
D'après Matile (1975c).

A.6.5. TERGITE IX

D'après HENNIG (1973), le plan de base des Diptères comprend les « restes », séparés l'un de l'autre, du tergite IX (épandrium) et du sternite IX (hypandrium). Il faut sans doute entendre par là que pour lui le segment IX est déjà raccourci par rapport au VIII, comme je l'ai représenté figure 67. HENNIG mentionne d'ailleurs que le tergite IX peut s'agrandir, et il faut donc comprendre que pour lui ce tergite peut regagner (ou dépasser) secondairement la taille qu'il avait chez les formes ancestrales des Diptères. MUNROE (1974) se borne à préciser que dans le plan de base des Nématocères, le tergite IX devait être à peu près de la même taille que le sternite IX, et DE SOUZA AMORIM (1982a) qu'il devait être présent et bien sclérifié. MCALPINE (1981) et VOCKEROTH (1981) n'émettent pas d'hypothèse sur son état plésiomorphe et se limitent à souligner ses variations.

GRIFFITHS (1972) pense que l'épandrium des Nématocères n'est pas homologue au sclérite ainsi nommé chez les Cyclorrhaphes, pour lequel il propose le terme de périandrium. Il estime cependant que les genitalia des Rhagionidae sont proches du plan de base des Brachycères. Ces genitalia comprennent un tergite IX transverse et un tergite X quadrangulaire et cilié chez le

Source : MNHN, Paris

Rhagio figuré par GRIFFITHS, mais plus petit, moins sclérifié et dépourvu de macrochètes chez la plupart des espèces (fig. 1134). Comme ils sont très primitifs par la présence du sternite IX et du tergite X comme par la forme des cerques et des gonostyles, je pense qu'il est possible que ce plan corresponde aussi au plan de base du

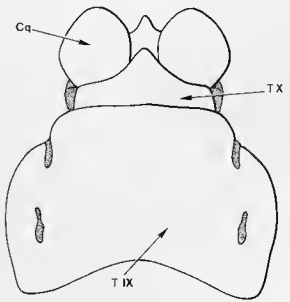


FIG. 1134. — *Rhagio scolopaceus* L., face dorsale de l'hypopyge. *Cq* : cerques ; *T IX, X* : tergite IX, X.

groupe-frère des Brachycères, c'est-à-dire les Bibionomorpha, ce qui rejoindrait l'hypothèse de HENNIG. L'étude des genitalia mâles des Mécoptères (*cf.* GRASSÉ, 1951) ne donne pas d'éléments de décision, car chez eux le tergite IX peut être bien développé ou réduit de différentes façons selon les groupes. L'hypothèse de HENNIG, confortée par celle de GRIFFITHS, me paraît cependant la plus acceptable, d'autant que le Keroplatidae crétacé *Schlueterimyia* montre un tergite IX peu développé latéralement et plus court que les gonocoxopodites (fig. 435). Je considérerai donc que le tergite IX des Nématocères, dans son état plésiomorphe, est un sclérite de petite taille, ne débordant pas sur la face latérale des genitalia, ne dépassant pas le niveau de l'apex du synsclérite gonocoxal, et sans doute rectangulaire transverse comme chez les Rhagionidae.

Dans les taxa étudiés, cet état plésiomorphe n'existe que chez quelques Macrocerinae, en l'occurrence *Vockerothia* (fig. 395) et les *Chiasmoneura* des sous-genres *Prochiasmoneura* (fig. 286) et *Synesostyla* (fig. 310). Si l'on compare la structure du tergite IX chez ces taxa à celle de certains *Paramacrocera* (fig. 377, 379), où il est aussi en bandelette transverse, mais plus longue, on pourrait se demander si l'état de ces *Paramacrocera* n'est pas le plus plésiomorphe, le tergite s'étant raccourci chez les *Chiasmoneura* et *Vockerothia*, et allongé dans tous les autres genres. Cependant, chez les *Paramacrocera* en question, les cerques sont insérés ventralement à l'apex du tergite IX. En fonction de la tendance évolutive de ceux-ci, j'ai choisi la première hypothèse, posant *a priori* que l'insertion cerquale était demeurée à son emplacement originel chez ces *Paramacrocera*. À partir de ce plan de base en courte bandelette transverse, le tergite IX a subi chez les Keroplatidae quantité de modifications qui représentent bien entendu autant d'apomorphies. Celles-ci sont si nombreuses et variées, et se sont produites à tant de reprises, qu'elles devront être étudiées genre par genre, lors des analyses phylogénétiques. Je n'en mentionnerai ici que les différents types.

L'encochement apical du tergite, où sont logés les cerques, est très répandu et plus ou moins prononcé (voir p. ex. les diverses formes chez *Keroplatus*, fig. 671 et suivantes). Bien entendu, plus l'encoche apicale sera profonde, plus elle sera considérée comme apomorphe.

L'encochement basal est également commun, et de profondeur variable, comme on peut le voir sur les mêmes figures. Il peut être simple, comme chez *Angazidzia* (fig. 260), ou le plus souvent il est encadré de courts processus latéraux, comme chez *Cerotelion* (fig. 441).

La désclérification médiane est nettement plus rare, et aboutit à la formation de deux plaques tergales séparées par un espace membraneux plus ou moins large ; c'est le cas des Arachnocampinae (fig. 69, 253). Le phénomène se présente aussi chez les *Macrocerini* du genre *Hesperodes*, chez lequel s'ajoute encore une division transversale et basale secondaire (fig. 334). Il existe aussi une désclérification médiane du tergite IX chez une espèce de *Paramacrocera*, mais elle est incomplète, tandis que de part et d'autre se sont développés deux processus munis d'un éventail de spinules apicales (fig. 380).

Des processus latéraux plus ou moins développés, ciliés à l'apex, apparaissent aussi chez le

Source : MNHN, Paris

genre oligocène *Kelneria* (fig. 403, 406-409), tandis que des processus médians, différenciés à l'apex, forment des « pseudostyles » caractéristiques de la plupart des *Keroplatini* du genre *Tergostylus* (fig. 949, 958-959, 962).

Il existe aussi parfois des processus basaux et latéraux assurant l'articulation du tergite IX avec la base du synsclérite gonocoxal, articulation normalement membraneuse. Ces processus sont particulièrement longs chez *Angazidzia* (fig. 260) et une espèce de *Paramacrocera* (fig. 378), courts, épais et orientés latéralement chez *Chiasmoneurella* (fig. 327) en ce qui concerne les Macrocerinae, et *Ctenoceridion* (fig. 499, 510) pour les *Keroplatini*. Lorsqu'ils sont présents, ils sont courts et épais chez les autres genres (*cf*, surtout *Scrobicula*, fig. 632).

Enfin, une tendance existe pour le tergite IX à croître en même temps latéralement et apicalement jusqu'à recouvrir la plus grande partie, ou la totalité, de la face dorsale des éléments ventraux des genitalia. Ce phénomène se manifeste chez *Duretina* (fig. 518), *Heteropterna s. str.* (fig. 551), et surtout le sous-genre *Scrobicula* (fig. 632), chez *Tergostylus* (fig. 947) et *Xenokeroplatus* (fig. 982).

On observe chez les *Orfeliini* les mêmes tendances évolutives que chez les *Keroplatini*. S'y ajoute dans les groupes de genres *Cloeophoromyia-Neoplatyura* la croissance latérale du tergite IX, qui vient recouvrir en toit les côtés de l'hypopyge (MATILE, 1978c). Chez *Cloeophoromyia* et son genre-frère, *Xenoplatyura*, le tergite peut également s'allonger de façon spectaculaire pour participer à la formation du tube tergoproctal (fig. 1165).

En résumé, nous prendrons en compte, dans les analyses phylogénétiques, les apomorphies suivantes du tergite IX :

* Tergite IX désclérifié médialement.
* Tergite IX plus long que les gonocoxopodites.
* Tergite IX encoché à l'apex.
* Tergite IX encoché à la base.
* Tergite IX avec des processus basaux, latéraux ou médians.
* Tergite IX recouvrant la plus grande partie ou la totalité du synsclérite gonocoxal.

A.6.6. STERNITE IX

On a déjà vu que la présence d'un sternite IX entier faisait partie du plan de base des genitalia mâles des Diptères. Cependant, chez les Mycetophiloidea, il a tendance à être absorbé par les gonocoxopodites jusqu'à ne plus être reconnaissable, formant avec ceux-ci ce que FISHER (1937) avait appelé le zygosternum, ici le synsclérite gonocoxal. Ce morphocline est aisé à comprendre si l'on examine les rapports du sternite IX et des gonocoxopodites chez des Nématocères moins évolués que les Mycetophiloidea.

Ainsi, chez *Trichocera* (Tipulomorpha, Trichoceridae), le sternite IX est en forme de demi-anneau, comme un sternite préabdominal normal. La fermeture ventrale des genitalia est assurée par un prolongement apical des gonocoxopodites (la « volsella » de MATSUDA, 1976), et principalement par un large espace membraneux (fig. 1135). Chez un autre Tipulomorpha, *Erioptera* (Limoniidae), le sternite IX est également en demi-anneau, mais la fermeture ventrale

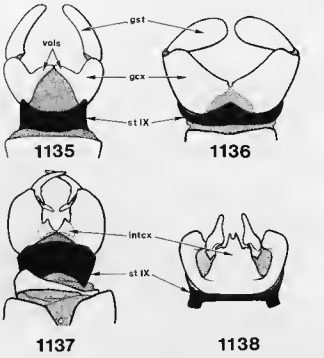


FIG. 1135-1138. — Hypopyge, face ventrale : 1135, *Trichocera* (Trichoceridae) ; 1136, *Cramptonomyia* (Cramptonomyiidae) ; 1137, *Erioptera* (Limoniidae) ; 1138, *Anisopus* (Anisopodidae).
gcx : synsclérite gonocoxal ; *gst* : gonostyles ; *intcx* : intercoxalia ; *st IX* (en noir) : sternite IX ; *vols* : volsellae.

Source : MNHN, Paris

des genitalia, apicale comme chez *Trichocera*, est assurée cette fois par des lames sclérifiées émanant de la face interne de chaque gonocoxopodite, les « intercoxalia » (fig. 1137 ; noter aussi sur cette figure la circumversion partielle des genitalia).

Si l'on considère maintenant les Bibionomorpha Anisopodiformia, on constate que les *Cramptonomyia* (Cramptonomyiidae) possèdent un sternite IX rétréci latéralement, légèrement allongé sur la ligne médiane, qui recouvre en partie la base des gonocoxopodites et participe à la fermeture ventrale des genitalia, qui est complétée par une zone membraneuse réduite (fig. 1136). *Anisopus* (Anisopodidae) nous montre une autre variante : le sternite IX, en bandelette, est partiellement soudé aux gonocoxopodites et participe aussi à la fermeture ventrale des genitalia, qui est cette fois complétée par de grands intercoxalia ; la zone intermédiaire peut appartenir aux gonocoxopodites ou aux intercoxalia (fig. 1138) ; la base des genitalia est recouverte par le sternite VIII, non représenté sur cette figure. Chez les Scatopsidae Ectaetiinae (De Souza Amorim, 1982a), le sternite IX est nettement reconnaissable, mais il a migré entre les gonocoxopodites ; il se réduit, ou fusionne avec eux, chez les membres plus évolués de la famille. Il en va de même pour les Bibionidae où, chez *Bibio*, le sternite IX est réduit à une bande basale invaginée sous le synsclérite gonocoxal.

Par contre, le sternite IX demeure parfaitement identifiable chez les Mycetophiloidea les moins évolués, les Ditomyiidae, ce qui démontre que ce sclérite, quoique presque toujours soumis aux mêmes tendances évolutives de réduction et de fusion dans tout le groupe, s'est modifié indépendamment à plusieurs reprises (il est d'ailleurs sous une forme analogue à celle des Bibionidae et des Ditomyiidae chez les Brachycères Rhagionidae). Je représente figures 1139-1142 les principaux aspects de ce sternite chez les Ditomyiidae. Chez *Symmerus*, le sternite IX est grand, développé en deux lobes postérieurs ; il assure à lui seul la fermeture ventrale des genitalia (fig. 1139). Au contraire, chez les *Australosymmerus* du sous-genre *Vellicocauda*, il est petit et transverse et ne ferme les genitalia qu'à la base (fig. 1140). Chez *Ditomyia*, il est étroit, allongé et soudé aux gonocoxopodites sur toute sa longueur, assurant ainsi la quasi-totalité de la fermeture, mais seulement sur une étroite zone sagittale (fig. 1141). Enfin, chez les *Australosymmerus* du sous-genre *Melosymmerus* (fig. 1142), seule subsiste du sternite IX une étroite arête basale au synsclérite gonocoxal (Munroe, 1974).

Dans ces conditions, il n'est pas difficile d'interpréter la base du synsclérite des Arach-

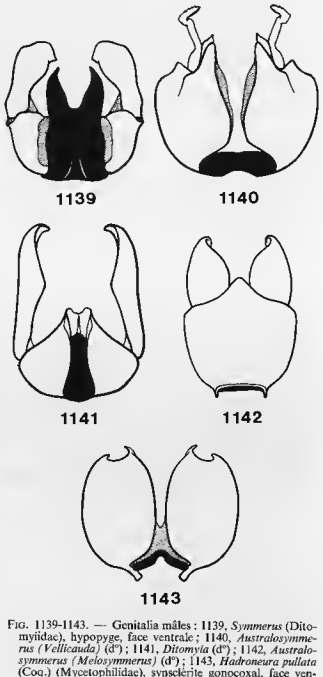


Fig. 1139-1143. — Genitalia mâles : 1139, *Symmerus* (Ditomyiidae), hypopyge, face ventrale ; 1140, *Australosymmerus (Vellicauda)* (d°) ; 1141, *Ditomyia* (d°) ; 1142, *Australosymmerus (Melosymmerus)* (d°) ; 1143, *Hadroneura pullata* (Coq.) (Mycetophilidae), synsclérite gonocoxal, face ventrale. Sternite IX en noir.

Fig. 1142 d'après Munroe (1974), mod.

Source : MNHN, Paris

nocampinae comme comprenant encore un sternite IX distinct, mais partiellement fusionné latéralement aux gonocoxopodites (fig. 70-71, 253). Il est donc ici dans son état plésiomorphe par rapport aux Macrocerinae et aux Keroplatinae. Il est à noter que cet état plésiomorphe persiste, dans un état tout à fait comparable, chez des Mycetophilidae tels que *Hadroneura* (fig. 1143). Chez les Macrocerinae, il en subsiste une nette crête interne comme chez *Melosymmerus*, chez *Angazidzia* (fig. 1150), les *Chiasmoneura* du sous-genre *Synesostyla* (fig. 311) et chez *Srilankana* (fig. 431). Une sclérification marginale existe chez les *Keroplatini* des genres *Duretina* (fig. 517) et *Paracerotelion* (fig. 815), ainsi que chez certains *Keroplatus* (fig. 657-658, 682, 695, 699, 701), mais je ne suis pas sûr qu'il ne s'agisse pas dans ces cas d'un épaississement secondaire de la base du synsclérite gonocoxal. Le sternite IX semble persister sous cette forme cbez certains *Orfeliini*, tels les *Truplaya* (MATILE, 1978c). Toute persistance d'éléments du sternite IX sera bien entendu considérée comme une plésiomorphie d'autant plus forte que ce sclérite demeurera reconnaissable.

A.6.7. Synsclérite gonocoxal

Dans le plan de base des genitalia mâles (*cf. ante* et fig. 68), les gonocoxopodites se présentent sous forme de deux tubes en cône, réunis l'un à l'autre par l'intermédiaire des apodèmes gonocoxaux (paramères dorsaux) et de l'édéage dorsalement, et ventralement par le sternite IX, ou des extensions internes. EDWARDS (1929c) considère que le type le plus plésiomorphe de genitalia chez les Keroplatidae est celui du genre *Macrocera*. Dans ce type, d'après FISHER (1937), le sternite IX et les gonocoxopodites sont réunis pour ne former qu'un seul sclérite, le zygosternum, mais le territoire sternal y demeure reconnaissable (*cf.* p. 66). Pour FISHER, en effet, la partie ventrale étroite reliant ventralement les gonocoxopodites appartient au sternite IX. On a vu que j'ai préféré utiliser le terme de synsclérite gonocoxal, car l'évolution du sternite IX ne permet pas d'affirmer que l'intégralité de cette partie ventrale relève du territoire sternal. Bien au contraire, il est probable que ce territoire est représenté au maximum, chez les Macrocerinae et les Keroplatinae, par une simple crête basale. Comme on l'a dit, la persistance d'éléments sternaux très distincts chez les Arachnocampinae indique que sur ce plan leurs genitalia sont plus fortement plésiomorphes que ceux de *Macrocera*. Ces derniers sont bien, cependant, fortement plésiomorphes sur le plan des gonocoxopodites eux-mêmes. Ils se rapprochent en effet de ceux de Nématocéres plus primitifs tels que les Trichoceridae (fig. 1135, 1144) et les Cramptonomyiidae (fig. 1136, 1145), où ils sont courts et subparallèles chez les premiers, plus longs et divergents chez les seconds.

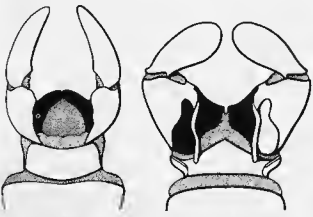


FIG. 1144-1145. — Hypopyge, face dorsale, tergite IX et proctigére enlevés : 1144, *Trichocera* (Trichoceridae) ; 1145, *Cramptonomyia* (Cramptonomyiidae).

À partir de ce plan de base, deux cônes divergents reliés à la base (et dépourvus de ciliation modifiée), les gonocoxopodites des Keroplatidae (et des autres Mycetophiloidea) ont subi de nombreuses modifications.

A.6.7.1. Face dorsale.

Chez les Keroplatidae, la tendance générale à la réduction, puis á la disparition, de la face dorsale du synsclérite gonocoxal est évidente. Le morphocline en cause est parfaitement reconnaissable par exemple chez les Macrocerinae (fig. 1146-1151), qui nous serviront de référence. L'état plésiomorphe de *Macrocera* montre une cavité gonocoxale peu étendue et des tubes gonocoxaux divergents et bien développés (fig. 1146). Chez *Chiasmoneurella*, le tube gonocoxal se raccourcit, davantage apicalement (en arriére de

Source : MNHN, Paris

l'apodème gonocoxal) que basalement (fig. 1147). *Chiasmoneura s. str.* montre une étape ultérieure où la partie apicale du tube gonocoxal ne forme plus qu'un demi-anneau étroit autour de la moitié interne de l'insertion des gonostyles (fig. 1148).

Chez *Robsonomyia*, la face dorsale du tube gonocoxal se réduit encore, surtout distalement, où ne subsiste plus qu'un mince processus périgonostylaire (fig. 1149) ; le même phénomène semble exister chez *Kelneria*. *Angazidzia* montre la poursuite du morphocline, où la face dorsale du synsclérite a entièrement disparu, à l'exception d'un pont périgonostylaire étroit reliant la face latérale à la face ventrale (fig. 1150). Enfin, *Srilankana* représente une réduction d'un modèle plus rare, qui n'affecte que la base des faces dorsales du synsclérite (fig. 1151).

Un certain nombre de Macrocerinae ont conservé le type macrocérien : *Hesperodes* (fig. 334), *Paramacrocera* (fig. 375) et *Micrepimera* (fig. 417). *Vockerothia* (fig. 395) représente un état intermédiaire entre le type *Macrocera* et le type *Srilankana*. Les *Chiasmoneura* des sous-genres *Prochiasmoneura* (fig. 286) et *Synesostyla* (fig. 310) sont du type *Srilankana*, tandis que certains *Paramacrocera* (fig. 380) sont de type *Robsonomyia* ; pour autant que je puisse en juger sur les deux fossiles disponibles, c'est aussi le cas de *Kelneria*. On notera qu'à l'intérieur même du genre *Macrocera*, comme chez *Paramacrocera* et *Chiasmoneura*, apparaissent d'autres types que le plus répandu. Ainsi, *M. aegaea* Matile (fig. 354) montre une réduction de la face dorsale du synsclérite intermédiaire entre celles de *Robsonomyia* et d'*Angazidzia*.

La réduction de la face dorsale des gonocoxopodites s'est également produite chez les Arachnocampinae, qui sont sur ce plan du type *Robsonomyia* (fig. 70-71, 253). Plus primitifs que les autres Keroplatidae par la persistance du sternite IX, ils sont donc plus apomorphes que beaucoup d'entre eux par la modification dorsale du synsclérite. En effet, des gonocoxopodites de type *Macrocera* existent chez certains *Keroplatini* et chez certains *Orfeliini*.

Chez les premiers, le type macrocérien ne persiste que chez *Mallochinus* (fig. 741) et chez quelques *Cerotelion* comme *C. racovitzai* Matile & Burghele-Balacesco (fig. 458). La plupart des autres genres sont du type *Chiasmoneurella* ou *Chiasmoneura*, ou intermédiaires entre ces deux modèles. Cependant, quelques genres de *Keroplatini* sont plus évolués. *Duretina* (fig. 518) et *Euceroplatus* (fig. 525) ont la face dorsale du synsclérite réduite comme chez *Robsonomyia*, tandis que *Xenokeroplatus* est plus apomorphe encore, de type *Angazidzia*. Enfin, trois genres se singularisent par la disparition de tout pont sclérifié périgonostylaire reliant les faces latérales à la face ventrale du synsclérite ; ce sont *Placoceratias* (fig. 1152), *Tergostylus* (fig. 1153) et *Xenokeroplatus* (fig. 983). Les deux premiers genres sont caractérisés par ailleurs respectivement par une modification unique des apodèmes gonocoxaux, et l'apparition d'une aire spinuleuse gonocoxale latérale ou ventrale. Deux espèces d'*Euceroplatus* ont également perdu leur pont gonostylaire.

Chez les *Orfeliini*, de plus nombreux genres encore sont de type *Macrocera* : *Isoneuromyia, Monocentrota, Palaeoplatyura, Platyura, Proceroplatus, Pyrtaula, Pyrtulina, Rutylapa, Taulyrpa* (fig. 1154), etc. Les modifications dorsales du synsclérite notées chez les Macrocerinae existent chez d'autres genres d'*Orfeliini*. Ainsi le type *Chiasmoneurella* est représenté par exemple par *Asynaphleba* (fig. 1155), et un type voisin de celui d'*Angazidzia* par *Orfelia* (fig. 1156) ou *Asindulum* (fig. 1157), avec en ce qui concerne ce dernier genre d'autres apomorphies particulières comme la réduction de la face ventrale du synsclérite et l'invagination des gonostyles. Certains *Orfeliini* montrent aussi, comme *Tergostylus*, des soies spinuleuses latérales ou latéroventrales, par exemple dans le genre *Macrorrhyncha* (*cf.* MATILE, 1976a).

En résumé, plus la face dorsale du synsclérite gonocoxal sera réduite, plus elle sera considérée comme apomorphe ; il en ira de même pour la présence de soies modifiées en spinules. On rappellera seulement que, comme le montrent *Macrocera* et quelques membres de la même tribu, la désclérification dorsale n'a pu qu'apparaître à diverses reprises.

A.6.7.2. Face ventrale.

L'étude des morphoclines de réduction de la face dorsale du synsclérite gonocoxal montre qu'au fur et à mesure que les tubes gonocoxaux primitifs se raccourcissent, sa face ventrale croît vers l'apex. Ainsi, cette face primitivement en V

Source : MNHN, Paris

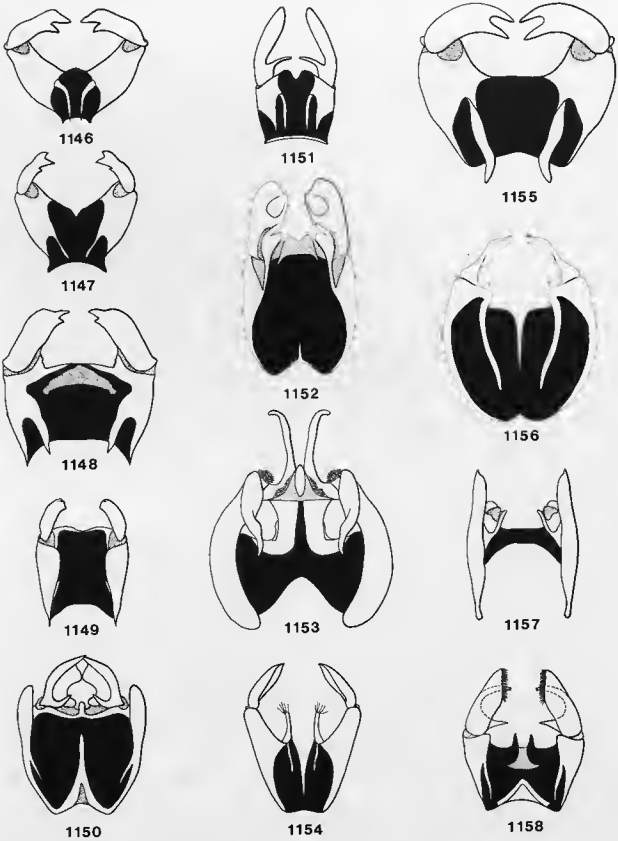


FIG. 1146-1158. — Hypopyge des Macrocerinae et des Keroplatinae, face dorsale, tergite IX et proctigère enlevés : 1146, *Macrocera* ; 1147, *Chiasmoneurella* ; 1148, *Chiasmoneura s. str.* ; 1149, *Robsonomyia* ; 1150 : *Angazidzia* ; 1151, *Srilankana* ; 1152, *Placoceratias* ; 1153, *Tergostylus* ; 1154, *Taulyrpa* ; 1155, *Asynaphleba* ; 1156, *Orfelia* ; 1157, *Asindulum* ; 1158, *Chiasmoneura stylata* Mat.

Source : MNHN, Paris

plus ou moins ouvert devient-elle quadrangulaire, plus ou moins faiblement encochée à la base et à l'apex. En effet, si la face ventrale du synsclérite est profondément échancrée à l'apex dans son état plésiomorphe (fig. 1146-1147), le raccourcissement, puis la quasi-disparition des tubes gonocoxaux sont corrélés avec la diminution, puis l'effacement, de l'angle formé par la marge distale du synsclérite (fig. 1148-1151). C'est cet état qui devient plésiomorphe dans les groupes à tubes gonocoxaux réduits ou absents, bien qu'il soit évidemment apomorphe par rapport au type macrocérien. Dans ces groupes, ce nouveau plan de base subit de nombreuses modifications. Ce sont l'apparition d'encoches membraneuses plus ou moins étendues, de dépressions longitudinales ou discales, et de réductions d'ampleur variable des marges distale et proximale du synsclérite ; ces dernières aboutissent parfois à une réduction secondaire considérable de la surface ventrale des gonocoxopodites.

À ces modifications de taille et de forme, s'ajoute l'apparition de soies, ou de groupes de soies plus ou moins fortement modifiées, phénomène beaucoup plus courant à la face ventrale du synsclérite qu'à ses faces latérales ou dorsales. On notera en passant que l'étendue de la zone basale du synsclérite normalement invaginée sous le segment prégénital est indiquée par la perte de la ciliation normale de cet organe.

A.6.7.2.1. Aires membraneuses.

Dans les taxa étudiés, les aires membraneuses les plus particulières sont celles présentées par les *Macrocerini* du genre *Chiasmoneura*, qui ont une forme triangulaire et sont situées en position distale (fig. 270, 278-280, 287, 300, 302-305, 311, 317, 319). L'aspect de cette zone chez *Chiasmoneura s. str.* (fig. 1148) pourrait faire penser à une persistance du sternite IX, telle qu'elle se présente chez *Arachnocampa* (comparer fig. 254 et 270), si ce n'est tout d'abord que la surface en cause est nettement plus importante. La question est tranchée par l'examen des *Chiasmoneura* du sous-genre *Prochiasmoneura* ; chez ceux-ci, en effet, comme on l'a déjà vu, le sternite IX persiste sous forme d'une crête interne basale fort distincte. On constate alors que l'encoche membraneuse apicale est indépendante du territoire sternal (fig. 1158). La présence de cette zone membraneuse très particulière, que je n'ai pas retrouvée chez d'autres Keroplatidae, est donc sans aucun doute une autapomorphie des *Chiasmoneura*.

Les zones membraneuses du synsclérite se présentent le plus souvent sous forme d'encoches sagittales plus ou moins larges et plus ou moins longues, et sont très répandues chez les Keroplatidae. On pourrait penser que ces lignes sagittales résultent d'une séparation incomplète des deux gonocoxopodites. Cependant, le morphocline illustré figures 1146-1151 montre sans équivoque que même dans les états les plus primitifs des Macrocerinae, l'union basale des tubes gonocoxaux est complète. La croissance distale de la face ventrale du synsclérite se fait sans fissuration préalable : la fermeture ventrale du synsclérite va de pair avec son ouverture dorsale. L'hypothèse d'une séparation secondaire du synsclérite est renforcée par l'aspect, unique chez les Keroplatidae, que prend celui-ci chez *Setostylus pictipennis* n. sp. (fig. 940). Chez cette espèce, en effet, la face ventrale du synsclérite est occupée par une large bande membraneuse sagittale portant des macrochètes. Or nulle part ailleurs chez les Mycetophiloidea, les zones membraneuses ne portent de macrochètes. Chez *S. pictipennis*, d'ailleurs, des digitations sclérifiées se prolongent encore jusqu'aux soies latérales de la zone membraneuse. Cette espèce nous démontre ici un processus de désclérification en voie de réalisation.

Toute encoche membraneuse du synsclérite gonocoxal sera donc tenue comme apomorphe, et ce d'autant plus qu'elle sera plus étendue. Il en existe chez quelques Macrocerinae : *Hesperodes*, où elle est longue et sagittale (fig. 335), et *Paramacrocera*. Dans ce dernier genre, l'aire membraneuse est courte, large et arrondie chez *Freemaniola* (fig. 387), très petite chez *Paramacrocera s. str.* (fig. 376). Cette tendance évolutive s'est largement manifestée chez les Keroplatinae, où les zones membraneuses sont de largeur et de longueur variées, parfois au sein d'un même genre. Ainsi *Cerotelion lineatum* (F.) possède une encoche sagittale étroite, mais très longue (fig. 442), alors qu'elle est plus courte, mais plus large, chez d'autres espèces, en particulier chez *C. tapleyi* Edwards (fig. 478). Certains *Euceroplatus* ont une encoche (fig. 531-532, 534), d'autres en sont dépourvus (fig. 526, 530, 533-

Source : MNHN, Paris

536). Chez les *Keroplatini*, la mieux développé est celle de *Mallochinus*, triangulaire, séparant pratiquement le synsclérite en deux (fig. 742). Le caractère est de toute évidence clinal et soumis au parallélisme, et ne sera le plus souvent utilisé qu'au niveau des relations interspécifiques.

A.6.7.2.2. Dépressions et saillies.

Cette forme d'apomorphie est beaucoup plus rare que la précédente et, dans les groupes étudiés ici, n'affecte qu'un *Macrocerini, Angazidzia*, où la dépression du synsclérite est sagittale et profonde (fig. 261) et un *Keroplatini, Nauarchia*, où elle est discale et très large (fig. 751). Il s'agit d'autapomorphies de ces genres monospécifiques. De même, chez certains *Chiasmoneura*, le synsclérite est soulevé en bosse avant la zone membraneuse apicale (fig. 278-280).

A.6.7.2.3. Tubercule ventral.

On a vu au sujet de *Keroplatus tipuloides* Bosc (p. 72, fig. 83) que les faces dorsales et ventrale du synsclérite gonocoxal étaient reliées par un pont périgonostylaire mince, mais qui émet distalement, de chaque côté, un bras venant se fusionner avec son homologue pour former un tubercule ventral, saillant en arrière du synsclérite, entre les deux gonostyles. Ce tubercule est entièrement sclérifié ventralement et apicalement, et sa face dorsale est reliée à l'édéage par une membrane qui sépare ainsi complètement la cavité gonocoxale du phallosome et du proctigère. Cette structure tout à fait inhabituelle est bien entendu fortement apomorphe.

On peut comprendre la genèse de ce tubercule en examinant ce qui se passe dans cette région, notamment chez le genre *Keroplatus*. Dans un état relativement plésiomorphe comme celui des *Cerotelion*, les tubes gonocoxaux, bien développés, sont largement séparés à l'apex (fig. 1159). Il n'en subsiste qu'un pont périgonostylaire de part et d'autre chez *Keroplatus*, mais au lieu de rester indépendantes, les marges internes de

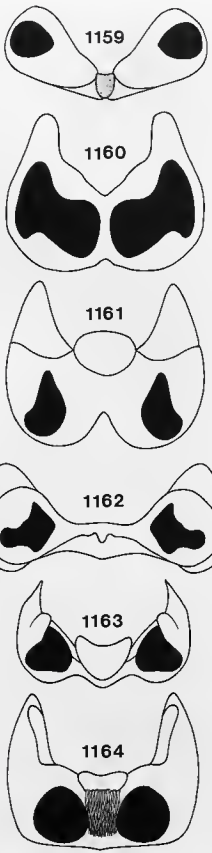


FIG. 1159-1164. — Hypopyge des *Keroplatini*, vue caudale, gonostyles enlevés : 1159, *Cerotelion lineatum* (F.) ; 1160, *Keroplatus ornativentris* Mat. ; 1161, *K. militaris* Coq. ; 1162, *K. reaumurii* Duf. ; 1163, *K. tipuloides* Bosc ; 1164, *Neoceroplatus minimax* Edw.

Source : MNHN, Paris

chaque pont fusionnent l'une à l'autre sur la ligne médiane. C'est ce qui se passe chez les *Keroplatus* néotropicaux comme *K. ornativentris* Matile (fig. 1160). Dans certains cas, la partie fusionnée des deux ponts va s'étendre vers la face dorsale, où elle pourra s'élargir en tubercule, comme chez *K. militaris* Coq. (fig. 1161). Plus couramment, cette partie s'étend vers l'arrière des genitalia, distalement à la marge postérieure du synsclérite, pour former un processus postérieur, d'abord peu développé, comme dans le groupe *testaceus* (fig. 1162, *K. reaumurii* Duf.), puis élargi en tubercule entre les gonostyles ; c'est le cas de *K. tipuloides* (fig. 1163). Seulement sclérifié et dénudé chez *Keroplatus*, le tubercule gonocoxal peut se couvrir de soies spiniuliformes, plus ou moins épaisses, comme chez la plupart des *Neoceroplatus* (fig. 1164, *N. minimax* Edw.).

Ce type de tubercule ne doit pas être confondu avec une simple convexité distale de la marge du synsclérite gonocoxal, telle qu'on peut la voir par exemple chez les Macrocerinae *Robsonomyiini* des genres *Micropimera* (fig. 418) et *Srilankana* (fig. 431). Il est évidemment beaucoup plus fortement apomorphe, et n'existe ni chez les Arachnocampinae, ni chez les Macrocerinae, sauf chez *Angazidzia*, où il demeure petit.

En ce qui concerne les *Keroplatini*, un tubercule gonocoxal existe, on l'a vu, chez certains *Keroplatus* et *Neoceroplatus*, avec dans ce dernier genre une spinulation caractéristique (fig. 766-769, 771-775, 777). Deux espèces de *Neoceroplatus* sont dépourvues de tubercule ventral (fig. 770, 776) ; elles présentent une condition analogue à celle des *Keroplatus* néotropicaux sans tubercules (fig. 1160), ce qui prouve que les processus entrés en jeu dans la formation de cette structure ont été les mêmes dans les deux genres. Il existe un très fort tubercule ventral chez les *Heteropterna* du sous-genre *Scrobicula* ; il est couvert ventralement de rangées de spinules disposées en peignes, caractère unique chez les Keroplatidae (fig. 633). Un tubercule spiniuleux est également présent chez *Tergostylus* (fig. 948, 963). Dans ce genre, cependant, le pont périgonostylaire a disparu dorsalement ; seul persiste ce tubercule, fortement élargi, et dont la double origine est nettement visible (fig. 1153). Il en va de même chez deux des trois espèces de *Xenokeroplatus* (fig. 986, 988), où ce tubercule est toutefois beaucoup moins développé que dans le genre précédent. Je ne connais pas de tubercule gonocoxal chez les *Orfeliini*. Il s'agit ici d'une tendance évolutive propre aux *Keroplatini*.

A.6.7.3. Ciliation.

On a vu que le synsclérite gonocoxal, dans son état plésiomorphe, était uniformément couvert de soies ordinaires dispersées, et que celles-ci disparaissaient (comme d'ailleurs sur le tergite IX) lorsque la base du synsclérite était invaginée sous le segment VII. Les soies gonocoxales peuvent aussi couramment se modifier en spinules plus ou moins longues ou autres chètes différenciés. Il s'agit cependant d'une tendance évolutive propre aux Keroplatinae : elle ne se manifeste pas chez les deux autres sous-familles.

En ce qui concerne les *Keroplatini*, la seule modification notable est celle des soies de la marge postérieure du synsclérite, sur une longueur plus ou moins grande, de part et d'autre de la ligne médiane. C'est ce qui se produit dans les genres *Ctenoceridion* (fig. 500, 509), *Euceroplatus* (fig. 526, 530-536), *Paracerotelion* (fig. 815), *Platyroptilon* (fig. 852-862, 877, 879, 881, 883), *Rocetelion* (fig. 903, 907, 909, 911) et *Setostylus* (fig. 919, 921-928), ainsi que chez les *Heteropterna* du sous-genre nominatif (fig. 552, 571-575, 587, 589, 591, 594, 595, 597-598, 600, 602, 604, 606). Les *Orfeliini* du genre *Orfelia* montrent le même type de soies modifiées, au même emplacement. Il arrive aussi que certaines des soies gonocoxales soient par place plus serrées et plus dressées que les autres, formant ainsi des plages plus denses ; c'est le cas de certains *Cerotelion* paléarctiques et australasiens (fig. 457, 475, 478, 481, 484). Chez les *Orfeliini*, exceptionnellement, certaines soies allongées se disposent en rangées gonocoxales régulières : c'est le cas de certaines espèces du genre *Cloeophoromyia* (fig. 1165).

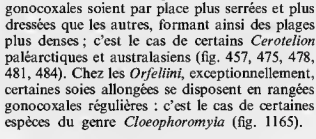


FIG. 1165. — Hypopyge de *Cloeophoromyia mirei* Mat., vue latérale.
D'après Matile (1970c).

Source : MNHN, Paris

A.6.7.4. **Lobes et processus.**

Le synsclérite gonocoxal des Keroplatidae peut porter des lobes ou des processus, postérieurs, dorsaux ou latéraux. Le cas est rare chez les Macrocerinae, où nous citerons les processus de longueur variable situés de part et d'autre de l'échancrure membraneuse ventrale du synsclérite des *Chiasmoneura* du sous-genre *Synesostyla* (fig. 311, 317, 319) ; chez *Angazidzia*, les faces latérales du synsclérite sont prolongées en processus indifférenciés (fig. 260). Chez les *Keroplatini*, certaines espèces du genre *Tergostylus* portent des processus latéraux ou ventraux muni d'une brosse spinuleuse apicale (fig. 948-949, 960). Les processus munis de soies modifiées sont beaucoup plus courants chez les *Orfeliini*, en particulier chez les groupes de genres *Cloeophoromyia-Neoplatyura*, où ils ont une grande valeur dans l'identification des espèces (*cf.* MATILE, 1978c).

A.6.8. GONOSTYLES

Dans leur plan de base, les gonostyles des Nématocères, et aussi des Mycetophiloidea, sont des tubes simples, cylindriques, fermés à l'apex et à peu près de même taille que les gonocoxopodites (MUNROE, 1974). D'après EDWARDS (1929c), ils sont les plus primitifs dans le complexe *Orfelia* lorsqu'ils appartiennent au type *Macrocera* ; ce sont alors deux tubes grands, simples et terminés à l'apex par deux fortes dents. Ce type est assez répandu chez les Macrocerinae : *Chiasmoneura s. str.* (fig. 269-270), *Paramacrocera* (fig. 375-376, 386-389), *Vockerothia* (fig. 395-396) et la plupart des *Macrocera*, mais il se rencontre rarement sans quelques modifications ; dents supplémentaires, raccourcissement, épaississement, etc. (*cf.* fig. 351-358). Il existe aussi chez de nombreux *Orfeliini*[65], mais en fait il est rare qu'il ne soit pas accompagné de quelques modifications. Les gonostyles ne sont jamais dans l'état intégralement plésiomorphe chez les *Keroplatini*, même chez *Cerotelion* et *Mallochinus*, où s'y ajoutent des rangées de denticules internes (fig. 441, 741-742).

Aucun organe des Mycetophiloidea n'est plus variable que le gonostyle, dont on peut dire qu'il est le véritable « signal » de la différenciation spécifique. Il ne saurait être question de citer toutes les variations possibles, et je me bornerai à en énumérer les principaux types chez les Keroplatidae étudiés ici.

A.6.8.1. **Allongement.**

Ce caractère est tout relatif, car il est mesuré par rapport à la longueur du synsclérite gonocoxal. Lorsque celui-ci se réduit, les gonostyles peuvent alors se trouver dans un aspect secondairement plésiomorphe, de même taille que les gonocoxopodites. Il en est ainsi chez les *Keroplatini* du genre *Heteropterna*, mais il semble bien qu'il y ait eu quand même croissance en longueur des gonostyles chez certaines de leurs espèces, comme *H. cressoni* (Fisher) (fig. 591). Cette croissance est certaine chez *Keroplatus militaris* Johannsen (fig. 688) et certains *Keroplatus* néotropicaux (fig. 694, 698-700), ainsi que chez tous les *Xenokeroplatus*, où elle est corrélée avec celle de l'ensemble de l'hypopyge (fig. 983, 986-990).

A.6.8.2. **Raccourcissement.**

Il s'agit d'une tendance évolutive des Keroplatidae beaucoup plus répandue, en particulier chez les Keroplatinae, où les gonostyles sont fréquemment plus courts que le synsclérite gonocoxal. Comme le caractère précédent, il s'agit d'un caractère relatif, que l'on prendra surtout en compte dans son état le plus apomorphe, qui est celui des Macrocerinae *Robsonomyiini* du genre *Kelneria*. Chez les espèces de ce genre, les gonostyles sont réduits à deux lobes peu distincts situés à l'angle externe de chaque gonocoxopodite (fig. 404-405). J'ai déjà attiré l'attention sur cette forte apomorphie de ce genre oligocène (MATILE, 1979a). Les gonostyles ne sont jamais fortement réduits chez les *Keroplatini*, mais le cas est fréquent chez les *Orfeliini* des groupes de genres *Cloeophoromyia-Neoplatyura*.

65. EDWARDS cite *Orfelia*, *Isoneuromyia* et *Pyrtaula*, mais il y en a bien d'autres, y compris des genres par ailleurs fortement apomorphes comme *Nicholsonomyia* et *Tamborinea*.

Source : MNHN, Paris

A.6.8.3. **Aplatissement.**

Lorsqu'ils ne sont pas cylindriques, les gonostyles des Keroplatidae sont le plus souvent aplatis de dedans en dehors. Seuls les Macrocerinae du genre *Hesperodes* (fig. 334-335) et les *Keroplatini* des genres *Paracerotelion* (fig. 814-815) et *Rocetelion* (fig. 902-903, 907, 909, 911) ont des gonostyles aplatis dorso-ventralement. Cet état de caractère, plus rare, sera donc considéré comme plus apomorphe que l'aplatissement latéral (MATILE, 1988b).

A.6.8.4. **Dédoublement longitudinal.**

Normalement en tubes cylindriques, les gonostyles peuvent se dédoubler sur tout ou partie de leur longueur. L'une des voies par laquelle ils peuvent atteindre cet état est démontrée par certaines espèces du genre *Heteropterna* (*cf.* fig. 611-618) et sera discutée lorsque les relations phylogénétiques au sein de ce genre seront envisagées (p. 504). Mentionnons seulement ici que chez les *Heteropterna* australasiens, la division commence à l'apex des gonostyles, puis s'étend à la base, et enfin à la face dorsale. Chez les Macrocerinae, l'espèce-type des *Chiasmoneura* du sous-genre *Prochiasmoneura* a des gonostyles fissurés longitudinalement sur toute la longueur de la face dorso-interne (fig. 286), de même que *Robsonomyia* (fig. 425). Le même phénomène se produit chez les *Keroplatini* du genre *Ctenoceridion* (fig. 499-500, 503, 509) et chez certains *Heteropterna*, comme on l'a vu plus haut, et à un moindre degré chez *Paracerotelion* (fig. 814) et *Rocetelion* (fig. 902) ; chez *Tolletia*, la division, peu marquée, affecte la face dorsale des gonostyles (fig. 973). Un gonostyle fissuré longitudinalement sera bien entendu considéré comme plus apomorphe qu'un gonostyle entier.

A.6.8.5. **Rétrécissement apical.**

Il s'agit ici d'un écart du plan de base courant chez les Keroplatinae, où l'apex des gonostyles est réduit à un mince processus, souvent muni d'une longue soie apicale, tranchant ainsi sur la base, plus large, dont il est plus ou moins nettement séparé. Chez les *Keroplatini*, cette tendance évolutive apparaît chez *Euceroplatus* (fig. 525-526, 530-536) et *Setostylus* (fig. 918-919, 921-928), où elle est peu prononcée, et surtout chez *Platyroptilon* (fig. 848-849, 863-867). Un phénomène de ce type se produit chez *Tergostylus*, mais suivant des modalités particulières ; il sera étudié plus en détail au sujet de la phylogénie des espèces de ce genre (p. 527).

A.6.8.6. **Lobes, processus, digitations et dépressions.**

Les lobes, processus et digitations des gonostyles prennent chez les Keroplatidae les aspects les plus divers. Chez les Macrocerinae, les gonostyles les plus complexes sont ceux des *Macrocerini* du genre *Angazidzia*, où leur face ventrale est divisée en deux lobes, tandis que la face dorsale, concave, en porte un troisième (fig. 260-261). Chez les *Chiasmoneura* du sous-genre *Prochiasmoneura* et chez *Paramacrocera*, certaines espèces ont des gonostyles simples, de type macrocérien (fig. 302-305, 375-376), tandis que d'autres présentent des digitations ou des lobes, avec parfois apparition de soies plus ou moins fortement différenciées (fig. 297-301, 377-380). Chez les *Chiasmoneura* du sous-genre *Synesostyla*, il peut y avoir un seul lobe, portant une brosse de soies (fig. 317-318) ou un denticule (fig. 319-320), ou encore à la fois un lobe et des digitations (fig. 310-311). *Srilankana* est moins fortement modifié : les gonostyles portent seulement une digitation basale (fig. 430-431).

En ce qui concerne les *Keroplatini*, les gonostyles sont particulièrement variables dans le genre *Neoceroplatus* (fig. 778-789), où ils portent des lobes et des processus de toutes sortes, qui seront étudiés plus en détail au chapitre de la phylogénie des espèces de ce genre (p. 517). *Keroplatus* est également hétérogène sur ce plan ; la modification la plus fréquente des gonostyles dans ce genre est l'apparition d'un petit lobe accessoire basal cilié, éventuellement spinuleux (fig. 658, 661-670, 682-689, 696-697, 715, 717). Il peut aussi apparaître une forte dent sclérifiée (fig. 717). Les espèces néotropicales de *Keroplatus* sont caractérisées par leurs gonostyles bilobés, le lobe externe, plus ou moins allongé, portant des soies ordinaires, et le lobe interne des spinules (fig. 694-695, 698-701) ; l'espèce afrotropicale *K. heimi* Mat. a elle aussi des gono-

Source : MNHN, Paris

styles bilobés, mais le lobe interne est fortement sclérifié et dépourvu de soies modifiées, tandis que le lobe externe porte une forte dent dorsale (fig. 720).

Duretina et *Nauarchia* ont tous deux des gonostyles dont la base forme un large lobe plus ou moins quadrangulaire muni de rangées spinuleuses au bord interne (fig. 517, 750-751). Les *Heteropterna* du sous-genre *Scrobicula* portent, au bord interne des gonostyles, des digitations dentées à l'apex (fig. 633). Enfin, une seule des espèces d'*Euceroplatus* (*E. bistylus* n. sp.) possède un petit lobe basal bidenté à l'apex (fig. 530). Seul le genre *Placoceratias* se distingue de tous les autres Keroplatidae par la présence d'une nette dépression dorsale sur les gonostyles, où elle forme une sorte de crypte (fig. 823). Toutes ces modifications des gonostyles seront bien entendu considérées comme autant d'apomorphies, mais elles seront souvent de peu d'utilité car, propres à chaque espèce, elles en constituent les autapomorphies.

A.6.8.7. **Dents sclérifiées.**

On a vu que la condition plésiomorphe des gonostyles était qu'ils portent deux fortes dents apicales comme chez *Macrocera*. Les modifications de ce plan de base, outre celles mentionnées précédemment, sont représentées par la perte ou la réduction de l'une des dents, ou des deux, leur changement de position ou d'orientation, ou encore l'acquisition de dents supplémentaires plus ou moins développées.

Certains *Macrocera* ont perdu leurs deux dents apicales (p. ex. *M. aegaea* Mat., fig. 354 ; *M. pilosa* Landrock, fig. 358), ou en ont acquis une troisième (*M. caudata* Mat., fig. 352), ou ces dents se sont modifiées de diverses façons (fig. 355-368). Chez *Micrepimera*, il ne demeure plus qu'une petite dent apicale (fig. 417-418). Chez les *Keroplatini*, le genre *Rocetelion* ne possède plus de dents apicales (fig. 902-903, 907, 909, 911), comme je l'ai déjà fait remarquer (MATILE, 1988b). Il semble que les *Heteropterna* les aient également perdues, mais les espèces australasiennes en possèdent une en position préapicale (fig. 611-618) ; je pense qu'il s'agit là d'une acquisition secondaire plutôt que de la persistance de l'une des dents primitives. *Paracerotelion* montre des dents réduites (fig. 814-815), tandis qu'au contraire *Cerotelion* (fig. 441) et *Mallochinus* (fig. 741) ont acquis des rangées de denticules supplémentaires. Enfin *Tolletia* possède une paire de dents médianes (fig. 973-974), et le lobe gonostylaire externe de *K. heimi* Mat. porte une très forte dent dorsale, comme on l'a vu plus haut.

A.6.8.8. **Soies modifiées.**

Celles-ci sont souvent portées, on l'a déjà dit, sur les lobes, processus et digitations gonostylaires. Ainsi, *Neoceroplatus* (fig. 778-789) montre de très fortes soies internes et apicales, ou au contraire des spinules courtes, parfois en bouton. Certaines soies gonostylaires, les internes, peuvent se modifier même en l'absence de division secondaire des gonostyles. C'est le cas chez l'espèce-type du genre *Euceroplatus*, où il en existe une rangée (fig. 525-526), et aussi de *Xenokeroplatus*, où les spinules sont disposées en zones bien délimitées (fig. 983), ou encore forment des brosses (fig. 986-988).

A.6.8.9. **Insertion.**

Les gonostyles s'insèrent normalement, chez tous les Nématocères, à la face latérale des gonocoxopodites. Il peut cependant arriver que cette insertion se déplace vers la face ventrale du synsclérite gonocoxal, ce qui représente évidemment une apomorphie d'autant plus forte que l'insertion est plus ventrale. Ce phénomène ne se produit chez les Macrocerinae que dans le genre *Angazidzia* (fig. 260-261). Chez les Keroplatinae *Keroplatini*, il est surtout notable chez *Neoceroplatus*. Dans ce genre, ce déplacement est corrélé avec un « encastrement » dans le synsclérite gonocoxal (fig. 761, 766-771) ; il existe cependant des espèces de *Neoceroplatus* à insertion gonostylaire latérale (fig. 772, 776), et d'autres intermédiaires entre l'insertion latérale et l'insertion ventrale « encastrée » (773-775, 777). Chez *Tergostylus*, également, les gonostyles sont plus ou moins ventraux et enfoncés dans le synsclérite (fig. 948, 961-963, 965). Enfin, chez *Xenokeroplatus*, les gonostyles sont profondément encastrés et ne sont qu'étroitement séparés l'un de l'autre de part et d'autre de la ligne médiane (fig. 983, 986, 988) ; ce dernier état est bien entendu le plus

Source : MNHN, Paris

fortement apomorphe. Le Macrocerinae *Vockerothia* représente une variante particulière où l'insertion des gonostyles s'est déplacée á la face dorso-interne (fig. 395-396).

A.6.9. Phallosome

Ce terme se rapporte ici à l'ensemble formé par l'édéage (organe intromittent proprement dit) et les apodèmes qui le soutiennent, comme il a déjà été dit dans la Partie morphologique du présent travail (p. 64). Le phallosome des Diptères est très variable et peu étudié, surtout chez les Orthorrhaphes, où se posent plusieurs problèmes d'homologie (Hennig, 1973, 1976a, b). Munroe (1974) a renoncé à en établir le plan de base pour les Nématocéres, et même les Mycetophiloidea, les variations étant trop nombreuses pour pouvoir être prises en compte dans son étude des Ditomyiidae des genres *Symmerus* et *Australosymmerus*. Il me semble cependant possible d'en retracer les grandes lignes.

D'aprés Hennig, le phallosome le plus proche du plan de base des Diptéres est probablement celui des Trichoceridae, dont les genitalia ont été étudiés notamment par Neumann (1958), Hennig (1976a) et McAlpine (1981). Leur phallosome comprend une paire d'apodémes gonocoxaux courts et basaux, des gonapophyses très bien développées, saillant en arriére de la cavité gonocoxale, des paramères (plaques aliformes de Neumann) fusionnés en un pont dorsal à l'édéage, celui-ci non distinctement divisé en distiphallus et basiphallus et portant un court apodème éjaculateur (fig. 1166). On a déjá vu (p. 454) que les genitalia mâles des Rhagionidae (Brachycéres Orthorrhaphes) étaient proches du plan de base des Brachycéres, groupe-frère, peut-on penser, des Nématocéres Bibionomorpha ; c'est du moins l'opinion de Griffiths (1972), à laquelle s'est rallié Hennig (1976a, b). Je redonne, figure 1167, un dessin de la face dorsale des gonocoxopodites et du phallosome de *Rhagio*, celui de Hennig souffrant de quelques inexactitudes. Chez *Rhagio*, l'ensemble du phallosome est reporté (par rapport à *Trichocera*) vers l'apex du synsclérite gonocoxal, où le sternite IX est distinct. Les apodèmes gonocoxaux et l'apodéme éjaculateur sont allongés, tandis que l'édéage se divise nettement en un basiphallus membraneux, recouvrant dorsale-

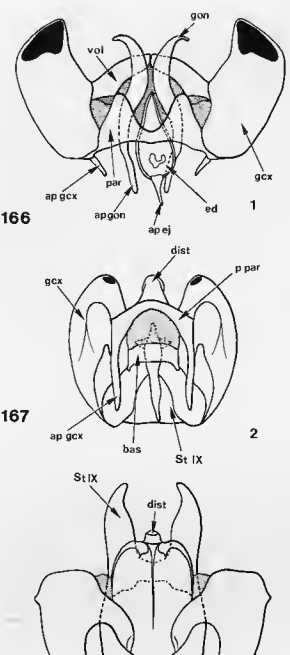


Fig. 1166-1168. — Hypopyge, face dorsale, tergite IX et proctigére enlevés ; 1166, *Trichocera regelationis* (L.) (Trichoceridae) ; 1167, *Rhagio scalopaceus* (L.) (Rhagionidae) ; 1168, *Symmerus annulatus* (Meig.) (Ditomyiidae). *ap ej* : apodéme éjaculateur ; *ap gcx* : apodème gonocoxal ; *ap gon* : apodéme des gonapophyses ; *bas* : basiphallus ; *dist* : distiphallus ; *ed* : édéage ; *gcx* : gonocoxopodites ; *gon* : gonapophyses ; *par* : paramères ; *p par* : pont des paramères ; *St IX* : sternite IX ; *vol* : volsellae.

Source : MNHN, Paris

ment l'apodème éjaculateur, et un distiphallus fortement sclérifié et indistinctement séparé du pont formé par les paramères dorsaux. Les gonapophyses sont réduites à deux petits sclérites ventraux et ne font plus saillie en arrière de la cavité gonocoxale.

Une situation analogue s'observe chez un Ditomyiidae comme *Symmerus*, où le sternite IX est encore très distinct comme chez les espèces précédentes, mais où les apodèmes gonocoxaux sont plus robustes, la face dorsale de l'édéage entièrement sclérifiée, davantage encore à l'apex, tandis que la face ventrale est entièrement membraneuse ; il n'y a plus de gonapophyses (fig. 1168). Le phallosome des Ditomyiidae a cependant subi de très nombreuses variations (MUNROE, 1974), et en particulier la membranisation du plancher de l'édéage doit être considérée non comme un élément du plan de base des Mycetophiloidea, mais comme une apomorphie. Ce caractère se présente aussi chez *Ditomyia*, où de plus le phallosome est très réduit et reporté en avant du sternite IX.

Il semble cependant raisonnable de considérer que le plan de base du phallosome des Mycetophiloidea comprend des apodèmes gonocoxaux allongés et insérés peu avant le milieu de la marge dorsale des gonocoxopodites ; un phallosome reporté vers l'arrière, avec un pont sclérifié dorsal formé de la fusion de la paire de paramères dorsaux, un distiphallus distinct du basiphallus et des gonapophyses (ici, paramères ventraux) peu développées. La face dorsale de l'édéage n'est plus distincte du pont dorsal comme chez *Trichocera* ou *Rhagio*, mais accolée à celui-ci. Une étude attentive de cet organe dans tout le groupement s'impose cependant, et on ne mentionnera ici que les déviations les plus évidentes de ce plan de base hypothétique.

A.6.9.1. **Apodèmes gonocoxaux.**

L'examen des figures 1146-1151 montre que les apodèmes gonocoxaux sont de forme relativement constante, mais de taille et de position variable. En fonction de ce qui a été dit plus haut sur le plan de base présumé, plus leur insertion sera distale, plus elle sera tenue comme apomorphe. Il s'agit toutefois d'un caractère clinal difficile à apprécier lors d'une analyse phylogénétique, et qui ne sera donc pas utilisé ici.

Il existe un écart exceptionnel du plan de base chez les Macrocerinae du genre *Robsonomyia*, où les apodèmes gonocoxaux, réduits, sont dirigés verticalement vers la face ventrale du synsclérite gonocoxal (fig. 1149) au lieu d'être allongés longitudinalement vers la base de l'hypopyge. Il s'agit bien entendu d'une forte autapomorphie de ce genre. De même, chez les *Keroplatini*, *Placoceratias* montre une déviation remarquable des apodèmes gonocoxaux. Ceux-ci, très bien développés, ont leur moitié apicale élargie en triangle et portant des macrochètes à ce niveau (fig. 835-841) ; il existe encore des digitations ventrales spinuleuses à l'apex. Enfin, on rencontre une apomorphie d'un type différent chez un autre *Keroplatini*, *Tergostylus*. Dans ce genre, les apodèmes gonocoxaux sont modifiés en larges lames dont chacune émet un processus distal, les deux processus se fusionnant sur la ligne médiane et pouvant entrer en rapport avec le tubercule gonocoxal médian (fig. 948). On notera pour mémoire la disparition des apodèmes gonocoxaux chez *Truplaya* et ses alliés (*Orfeliini*), dont le phallosome est par ailleurs profondément modifié (fig. 1169).

A.6.9.2. **Édéage.**

A.6.9.2.1. Taille.

Les figures données plus haut de certains édéages de type primitif, *Trichocera* (fig. 1166) et *Rhagio* (fig. 1167) montrent que dans son état plésiomorphe il est environ de la taille de la cavité gonocoxale. Deux déviations de ce plan de base peuvent se produire chez les Keroplatidae, soit la réduction de l'édéage, soit au contraire son allongement hors de la cavité gonocoxale.

Réduction. — Cette tendance évolutive est manifestement apparue à de nombreuses reprises (on a déjà noté son existence chez *Ditomyia*). C'est la plus courante chez les Macrocerinae. Dans cette sous-famille, l'édéage n'occupe le plus souvent que la moitié caudale de la cavité gonocoxale, comme on peut le voir chez *Macrocera* (fig. 78). Il est relativement moins réduit chez *Robsonomyia* (fig. 424-425) et *Srilankana* (fig. 430-431). Chez les *Keroplatini*, le phallosome est également soumis à des réductions de taille, notamment chez certaines espèces de *Cerotelion*

Source : MNHN, Paris

(fig. 441-443), mais il occupe toute la cavité gonocoxale dans d'autres espèces. *Euceroplatus* (fig. 526), *Mallochinus* et *Xenokeroplatus* présentent également ce caractère.

Allongement. — Ce phénomène ne se produit, dans les groupes étudiés, que chez *Nauarchia*, où l'allongement de l'édéage est caudal, tandis que celui des apodèmes est proximal (fig. 752). Chez les *Orfeliini* du groupe *Truplaya* (fig. 1169), au contraire, l'édéage, comme les apodèmes, s'allonge démesurément vers la base de l'abdomen, où il pénètre profondément (il existe d'ailleurs d'autres modifications, en particulier la perte des apodèmes gonocoxaux et l'apparition d'une furca).

FIG. 1169. — Abdomen de *Truplaya calogastra* (Speis.), vue latérale, moitié gauche des tergites et des sternites V-VII enlevée.
f : furca ; *gcx* : gonocoxopodites ; *p* : paramère.
D'après Matile (1978c).

A.6.9.2.2. Membranisation.

Sur ce point, l'état plésiomorphe est un distiphallus sclérifié et un basiphallus membraneux, les deux pièces étant séparées par un pont sclérifié dorsal formé de la fusion antérieure des apodèmes gonocoxaux. La membranisation de la quasi-totalité du phallus, notamment de sa face dorsale, est une apomorphie qui apparaît souvent chez les Keroplatidae. En particulier, elle affecte tous les Macrocerinae de la tribu des *Macrocerini*, qui ont au moins le distiphallus entièrement membraneux, même si, comme chez *Macrocera* (fig. 78), le basiphallus est bien sclérifié par accroissement du pont dorsal. À ce titre, les *Robsonomyiini*, plus apomorphes que les *Macrocerini* à bien des égards, sont plus plésiomorphes par leur distiphallus entièrement sclérifié, contrairement à ce que j'ai écrit en 1984 (MATILE, 1984a). La membranisation de l'édéage se présente aussi chez les *Keroplatini*. Ainsi, il est en majeure partie membraneux chez *Keroplatus* (fig. 83), *Paracerotelion*, *Rocetelion*, la plupart des *Euceroplatus* et certains *Xenokeroplatus*.

A.6.9.2.3. Sclérification.

Il s'agit du morphocline inverse du précédent ; il conduit à la sclérification complète d'une des faces de l'édéage, dorsale ou ventrale, y compris le basiphallus. Cette tendance évolutive s'est manifestée chez les Arachnocampinae (fig. 72-74) et chez quelques *Keroplatini* du genre *Keroplatus*, où elle affecte la face dorsale, ou *Neoceroplatus*, où elle agit au contraire sur la face ventrale (fig. 802-808), ou encore certains *Euceroplatus*. Les variations de cette sclérification ventrale chez *Neoceroplatus* seront étudiées plus en détail lors de l'analyse des relations phylogénétiques des espèces qui le composent.

A.6.9.2.4. Apodème éjaculateur.

L'apodème éjaculateur est modérément développé, faiblement sclérifié, et en position basale, chez la très grande majorité des Keroplatidae ; il y a donc lieu de penser que c'est là sa condition plésiomorphe. Nous ne prendrons en compte ici que quatre modifications de ce plan de base.

La première concerne *Arachnocampa* où, si mon interprétation est correcte, l'apodème éjaculateur se trouve réduit à une languette peu sclérifiée et située sur la face dorsale de l'édéage (fig. 72, 74). Il s'agit là d'un caractère unique chez les Keroplatidae. La deuxième se manifeste chez les Macrocerinae du genre *Robsonomyia*, chez lesquels l'apodème éjaculateur est longuement bifide à l'extrémité (fig. 424-425). Ce caractère est exclusif au genre. La troisième se produit chez le *Keroplatini Nauarchia*, où cet apodème est allongé et pénètre largement dans le segment prégénital (fig. 752). L'apodème éjaculateur de *Tolletia* est moins développé, mais il atteint quand même la longueur du synsclérite gonocoxal. L'allongement de cette pièce, corrélé avec celui des paramères, se produit aussi chez les *Orfeliini*, notamment dans le groupe de genres alliés à *Truplaya* (fig. 1169). Enfin, la quatrième se rencontre chez *Platyroptilon*, où l'apodème éjaculateur est libre dans l'hypopyge, indépendant du reste du phallosome.

A.6.9.2.5. Paramères dorsaux.

Ceux-ci, on l'a vu, sont normalement reliés l'un à l'autre par un pont dorsal distal. Le

Source : MNHN, Paris

Keroplatini Duretina, et quelques espèces du genre *Setostylus*, s'écartent de ce plan de base par leurs paramères dorsaux libres à l'apex. Il arrive aussi que ces paramères se prolongent à l'apex par des processus ou cornes plus ou moins prononcés, dépassant en arrière du synsclérite gonocoxal. De telles apomorphies, au demeurant faibles, se produisent chez *Arachnocampa*, où existent des cornes postérieures (fig. 72-74), de même que chez certaines espèces australes de *Keroplatini* du genre *Cerotelion* (fig. 487). Chez *Arachnocampa*, en outre, la base des paramères dorsaux se recourbe fortement en un apodème ventral (fig. 73). D'autres modifications se manifestent chez les *Keroplatini*, tels que *Duretina*, où les paramères saillent en arrière du synsclérite sous forme de deux pointes aiguës (fig. 518), chez certains *Setostylus*, où ils sont élargis en T à l'apex, avec d'autres modifications qui seront énumérées lors de l'analyse des relations phylogénétiques à l'intérieur de ce genre. *Nauarchia* montre une très forte apomorphie avec la perte des paramères dorsaux (fig. 752) ; chez *Placoceratias*, les paramères sont présents, mais fortement réduits en longueur.

A.6.9.2.6. Paramères ventraux.

Les paramères ventraux subissent peu de modifications notables chez les Keroplatidae. Notons leur prolongement en deux bras basaux chez certaines espèces de *Cerotelion*, leur fort allongement dans la cavité abdominale chez *Nauarchia*, l'apparition de processus spinifères chez certains *Setostylus*, ainsi que, chez le même genre, leur fort élargissement basal, enfin leur disparition chez certains *Euceroplatus* et chez *Duretina*, *Heteropterna* et *Ctenoceridion*.

A.6.9.2.7. Liaison entre paramères.

Les faces latérales de l'édéage sont normalement membraneuses. Chez les Keroplatinae seulement, il arrive cependant que les paramères dorsaux et ventraux se rejoignent sur ces faces, qui deviennent ainsi entièrement ou partiellement sclérifiées. C'est le cas de *Cerotelion* (fig. 444), de *Rocetelion* et de *Setostylus*. Cette condition sera considérée comme apomorphe. Un état intermédiaire se rencontre chez *Arachnocampa*, où la croissance des paramères dorsaux vers le bas forme latéralement une sorte d'encoche arrondie dans laquelle vient se loger la base des paramères ventraux (fig. 73).

A.6.9.2.8. Soies endophalliques.

Il s'agit ici d'un caractère unique, à ma connaissance, chez les Mycetophiloidea. Il se présente chez trois espèces de *Keroplatini* du genre *Tergostylus* (fig. 949-950) qui seront discutées plus loin (p. 527).

A.6.9.2.9. Modifications diverses.

Parmi les autres écarts du plan de base de l'édéage, je citerai en premier lieu l'apparition de cavités distales, ouvertes ou hémisphériques (fig. 950), caractère unique, comme le précèdent, du genre *Tergostylus*.

Une espèce de *Cerotelion*, *C. pendleburyi* n. sp., présente deux larges lobes auriculaires dorsaux et préapicaux, d'autres espèces du même genre des lobes apicaux plus petits, tandis que certaines espèces de *Xenokeroplatus* (*X. riparius* n. sp. et *X. steffani* n. sp.) portent un lobe sclérifié muni d'un ou deux peignes spinuleux, visibles entre les gonocoxopodites (fig. 986, 988). Il s'agit ici aussi de fortes apomorphies, mais qui se situent au niveau spécifique plutôt que générique.

A.7. Postabdomen femelle

Pour des raisons de terminologie, j'ai déjà abordé le problème des homologies du postabdomen femelle des Diptères (p. 74) et élaboré le plan de base hypothétique de celui des Keroplatidae (fig. 104). Beaucoup des taxa étudiés ici ne sont connus que par les mâles (*Chiasmoneurella*, *Paramacrocera*, *Vockerothia*, *Micrepimera*, *Robsonomyia*, *Srilankana* et *Schlueterimyia* chez

Source : MNHN, Paris

les Macrocerinae, *Hikanoptilon, Nauarchia, Paracerotelion* et *Setostylus* chez les Keroplatinae *Keroplatini*), ce qui limite l'utilité des genitalia femelles dans les analyses phylogénétiques, d'autant que ce sexe, dans les autres genres, peut n'être connu que pour une ou deux espèces seulement. Sous réserve d'inventaire, cependant, un certain nombre de caractères semblent pouvoir fournir dès maintenant des informations de portée phylogénétique.

A.7.1. Tergite VIII

Dans le plan de base, le tergite VIII est bien développé et plus grand que le sternite correspondant. Il ne conserve cette situation que chez les Arachnocampinae (fig. 87), où il est, de plus, quasiment entièrement libre. Il s'invagine partiellement chez les Macrocerinae, particulièrement chez *Hesperodes* (fig. 336), mais se réduit considérablement chez les Keroplatinae. Dans cette sous-famille, en effet, le tergite VIII, invaginé sous le VII, est le plus souvent entièrement membraneux. Chez les *Keroplatini*, il est sclérifié latéralement chez *Keroplatus* (fig. 99), une espèce de *Neoceroplatus* (*N. lauroi* Lane) et *Platyroptilon*. Chez les *Orfeliini*, il forme un mince anneau sclérifié chez *Proceroplatus*, son emplacement peut être marqué par quelques soies résiduelles (*Ralytupa*), ou bien il est entièrement membraneux. Sur ce plan, la forte réduction ou la disparition du tergite VIII peut être considérée comme une autapomorphie des Keroplatinae.

A.7.2. Sternite VIII

On a vu dans le plan de base des Keroplatidae (fig. 104) que ce sclérite était profondément encoché à l'apex et entièrement libre du sternite VII. Chez tous les Keroplatidae sauf les Arachnocampinae, il est même entièrement divisé en deux parties qui ne sont plus reliées que par une aire membraneuse sagittale. La persistance d'un anneau basal complet représente donc une forte plésiomorphie des Arachnocampinae (fig. 89, 91). Dans cette sous-famille, par ailleurs, et comme dans le cas du tergite, le sternite VIII est entièrement libre, tandis qu'il est légèrement enfoncé sous le VII chez les Macrocerinae, et invaginé au moins aux deux tiers chez les Keroplatinae [66]. La condition invaginée sera bien entendu considérée comme plus apomorphe que la condition libre.

Les marges apicales et internes des deux moitiés du sternite VIII se recourbent pour former les valves hypogyniales. Celles-ci subissent des variations clinales de taille dont il ne sera pas tenu compte. Chez une espèce de *Keroplatini, Neoceroplatus lauroi* Lane, une forte modification du plan de base se présente, en ce sens que les valves hypogyniales sont absentes, tandis que chaque demi-sternite porte à sa place un processus muni d'une soie apicale conique (fig. 765). Chez *Tergostylus*, les valves hypogyniales sont au contraire très développées, et ciliées, surtout chez *T. alberti* (Tollet).

A.7.3. Tergite IX

Le tergite IX montre chez les Keroplatidae le même morphocline que le tergite VIII. Chez *Arachnocampa*, il est bien développé, sclérifié, et recourbé en arche à faces latérales bien développées (fig. 87, 89). Il se réduit à une plaque ventrale au tergite X chez *Macrocera* (fig. 92, 95-96). C'est aussi le cas des autres Macrocerinae, où il peut en outre se désclérifier sagittalement (*Angazidzia*) ou devenir entièrement membraneux (*Hesperodes*). Dans cette même sous-famille, il subit aussi une fusion partielle avec le tergite X, chez *Chiasmoneura s. str.* (fig. 272-273) et le sous-genre *Prochiasmoneura* (fig. 288-289), tandis qu'il disparaît dans le sous-genre *Synesostyla*. Le tergite IX est entièrement membraneux chez tous les Keroplatinae examinés ; il s'agit certainement d'une autapomorphie de la sous-famille, sa disparition chez quelques Macrocerinae devant être attribuée au parallélisme.

A.7.4. Sternite IX

On a vu dans la Partie morphologique (p. 74) que cet élément était représenté par l'insula,

66. On notera que certaines des figures d'ovipositeurs publiées, par exemple celles d'*Orfelia tristis* et *nemoralis in* Hutson, Ackland & Kidd (1980) donnent l'impression que cette pièce est entièrement libre. Il n'en est rien, il s'agit en fait d'exemplaires potassés dont le sternite a été tiré pour mieux le dessiner. Comme pour l'hypopyge mâle, la zone normalement télescopée sous le segment VII peut se reconnaître à sa dénudation.

Source : MNHN, Paris

reliée au tergite IX par les latérosternites. Cette structure plésiomorphe est encore visible chez les Arachnocampinae et les Macrocerinae des genres *Angazidzia* et *Macrocera*, mais les latérosternites disparaissent chez *Chiasmoneura* et *Hesperodes*, ainsi que chez tous les Keroplatinae. Chez ces derniers, par contre, se trouve un arceau ventral à l'insula (voir *Keroplatus*, fig. 102), arceau que je n'ai pu rechercher chez tous les genres mais qui persiste, plus ou moins rétréci, chez tous les *Keroplatini* et, chez les *Orfeliini*, à tout le moins dans les genres *Monocentrota, Neoplatyura, Orfelia* et *Proceroplatus*. Il s'agit probablement là d'une plésiomorphie.

A.7.5. Tergite X

Chez les Arachnocampinae, le tergite X est bien sclérifié, et développé latéralement, ce qui correspond au plan de base. C'est également le cas de la plupart des autres Keroplatidae, mais il existe quelques modifications chez les Macrocerinae et les *Keroplatini*. Ainsi, chez les Macrocerinae du genre *Chiasmoneura*, certaines espèces ont un tergite X réduit et membraneux à la base (espèces néo-zélandaises du sous-genre *Prochiasmoneura*). Chez *Ctenoceridion*, le tergite est désclérifié au milieu, de même que chez certaines espèces du genre *Heteropterna* (fig. 556), chez *Keroplatus* (fig. 100) et *Xenokeroplatus* (fig. 984). Cette membranisation, partielle chez les *Keroplatini*, peut aboutir à la désclérification totale du tergite, tendance évolutive propre aux *Orfeliini*. Dans cette tribu, en effet, quelques genres seulement ont conservé un tergite X en arceau sclérifié (*Laurypta, Micrapemon, Monocentrota, Orfelia, Ralytupa*), tandis que le sclérite peut se désclérifier partiellement (*Neoplatyura, Rutylapa, Truplaya, Xenoplatyura*), ou encore devenir entièrement membraneux (*Asindulum, Cloeophoromyia, Macrorrhyncha*). Il s'agit bien entendu ici de l'état le plus apomorphe.

A.7.6. Sternite X

Ce sternite, ou plaque postgénitale, est pratiquement toujours présent et cilié chez les Keroplatidae, quoique sa taille et sa forme soient fort variables. Il n'existe que deux exceptions, chez les *Keroplatini*, où ce sternite est membraneux chez *Placoceratias* et *Tergostylus*. Cet état est naturellement apomorphe.

A.7.7. Cerques

La modification la plus importante de ces organes, bisegmentés dans le plan de base des Diptères (Hennig, 1973), est leur réduction à un seul article, par perte ou fusion de l'article terminal. Tous les Arachnocampinae, et tous les Macrocerinae dont les femelles sont connues, ont des cerques bisegmentés, tandis qu'ils sont unisegmentés chez tous les Keroplatinae. Il s'agit sans aucun doute ici d'une autapomorphie de cette dernière sous-famille, mais on notera que la perte du deuxième article des cerques s'est produite aussi chez de nombreux Mycetophilidae.

La taille des cerques est variable, les cerques allongés représentant sans doute un écart du plan de base. Cependant, comme il s'agit d'un caractère clinal, il n'en sera tenu compte que dans les cas extrêmes, comme celui de *Keroplatus mexicanus* Lane ou du genre *Rocetelion* (fig. 905-906). On notera en outre quelques modifications mineures des cerques, comme la membranisation ventrale du dernier segment chez *Angazidzia*, la désclérification secondaire produisant un aspect bisegmenté chez certaines espèces de *Neoceroplatus* (fig. 764), leur forte sclérification, au contraire, chez *Tergostylus alberti* (Tollet), la présence d'un processus chez *Keroplatus mexicanus*, ou de soies spiniformes chez *Xenokeroplatus* (fig. 984-985), etc., modifications qui seront envisagées s'il y a lieu dans les analyses phylogénétiques.

A.7.8. Spermathèques

On a déjà vu que le nombre primitif de spermathèques chez les Diptères était de trois. On pensait jusqu'ici que tous les Mycetophiloidea n'en possédaient plus que deux (Vockeroth, 1981), mais j'ai découvert que *Chiasmoneura anthracina* de Meij. en avait trois, tandis qu'il n'en restait plus qu'une chez *Cerotelion lineatum* (F.). Le premier cas représente bien entendu une plésiomorphie exceptionnelle, le deuxième une forte apomorphie.

Source : MNHN, Paris

B. Nymphe

Les formes nymphales connues chez les Keroplatidae sont trop peu nombreuses pour que l'on puisse en tirer beaucoup de caractères de signification phylogénétique, d'autant que, on l'a dit, ce stade possède peu de caractéres propres. À titre indicatif, j'énumèrerai ci-dessous quelques caractères qui pourraient à l'avenir se révéler dignes d'attention.

B.1. Notothèque

La notothèque d'*Arachnocampa* porte une crête sagittale (fig. 105-107) sur laquelle s'insère l'extrémité de l'éventail de son fil suspenseur ; cette crête n'existe nulle part ailleurs chez les Mycetophiloïdea, ni même, à ma connaissance, chez les Bibionomorpha. Elle peut donc être considérée comme une autapomorphie des Arachnocampinae.

B.2. Stigmates

Les stigmates thoraciques et abdominaux sont simples chez *Macrocera* (fig. 115), à ouvertures multiples chez *Arachnocampa* (fig. 109-110) et *Keroplatus* (fig. 118-119). Les stigmates nymphaux sont simples chez tous les Mycetophiloidea connus, y compris les *Orfeliini* (Plachter, 1979c), ainsi que chez les Cecidomyiidae, et l'on peut donc penser qu'il s'agit ici de leur état plésiomorphe. Dans ces conditions, ceux d'*Arachnocampa* (que Plachter n'a pu observer) et de *Keroplatus* seraient apomorphes (et seraient apparus dans ces deux groupes par parallélisme).

C. Larve

J'ai déjà analysé, à propos de la monophylie des Keroplatidae (p. 366-371), de nombreux caractères larvaires qui mettent en relief l'importance phylogénétique de ce stade pour lequel, malheureusement, nous ne disposons encore que de peu de données. Il est cependant possible de tirer quelques enseignements des larves connues, soit au niveau des relations entre les sous-familles de Keroplatidae, puisque nous possédons des larves de chacune d'entre elles, soit à celui des relations entre Keroplatinae, où nous disposons des données de Madwar (1937), de Plachter (1979a) et de quelques-unes fournies par moi-même sur les *Keroplatini* (Matile, 1970c, 1971, 1974a et présent travail) et les *Orfeliini* (Matile, 1977b, 1979c).

C.1. Tête

C.1.1. Forme

Les larves d'*Arachnocampa* possèdent une capsule céphalique remarquablement allongée, et étranglée au milieu (fig. 123-124). Par contre celles des Macrocerinae sont pentagonales (fig. 152-153) et celles des Keroplatinae sont quadrangulaires (*Keroplatini* : fig. 180-181, 448-449, 559-560, 724-725, 729-730, 952-953 ; *Orfeliini* : fig. 1170-1175). Les têtes des autres larves connues des Mycetophiloidea sont globuleuses ou sub-globuleuses chez les Ditomyiidae, les Bolitophilidae, les Sciaridae et les Mycetophilidae (fig. 993-994, 997-998), ou allongées, mais non étranglées en arrière des antennes chez les Diadocidae (fig. 995). Chez les autres Bibionomorpha, la tête est également globuleuse ou semi-globuleuse, sauf chez les Cecidomyiidae, dont les formes les plus évoluées montrent de nombreuses variations allant dans le sens de l'allongement et de la désclérification (Mamaev, 1968, 1975 ; Baylac, 1982).

Source : MNHN, Paris

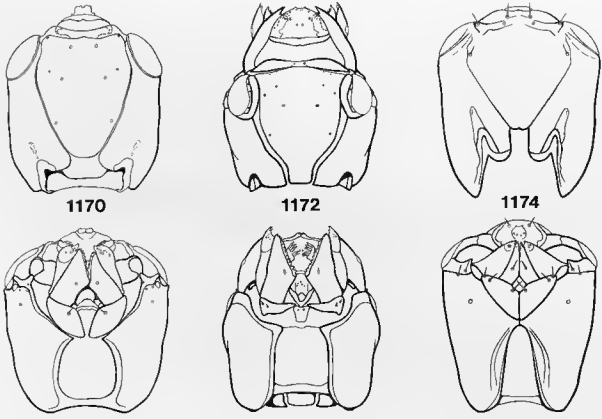


FIG. 1170-1175. — Capsules céphaliques larvaires des *Orfeliini* : 1170, *Xenoplatyura beaveri* Mat., vue dorsale ; 1171, ♂, vue ventrale ; 1172, *Neoditomyia troglophila* Mat., vue dorsale ; 1173, ♂, vue ventrale ; 1174, *Orfelia fasciata* (Meig.), vue dorsale ; 1175, ♂, vue ventrale.
Fig. 1170-1171 d'après Matile (1979c) ; fig. 1172-1173 redessinées d'après Matile (1977b) ; fig. 1174-1175 redessinées d'après Plachter (1979b).

La forme de la tête des larves de Keroplatidae s'écarte donc de ce que l'on peut légitimement considérer comme le plan de base des Bibionomorpha, et dans cette famille, la tête des Arachnocampinae, allongée et étranglée, doit être tenue comme plus fortement apomorphe que celle des Macrocerinae et des Keroplatinae, qui s'écartent moins de la forme plésiomorphe.

C.1.2. Stemmates

La présence de deux paires de stemmates est tout à fait exceptionnelle chez les larves de Diptères. Le fait que les stemmates dorsaux des Arachnocampinae (fig. 127) ne soient marqués sur la surface cuticulaire externe par aucune modification ou sclérification, sur la face interne par aucun phragme ou renforcement, m'incline à penser qu'il pourrait s'agir ici d'un œil imaginal précoce tel qu'il en existe chez certaines larves de Chaoboridae et de Culicidae. Dans ces cas, seul le dernier stade larvaire en porte, et cette hypothèse serait testée favorablement si les larves jeunes d'*Arachnocampa* ne possédaient pas de stemmates dorsaux. Je ne dispose malheureusement que de larves au dernier stade, et la littérature reste muette sur les stemmates des larves plus jeunes. En tout état de cause, vu la rareté du caractère, il ne peut être qu'une autapomorphie des Arachnocampinae.

C.1.3. Antennes

Chez tous les Mycetophiloidea sauf les Bolitophilidae et les Ditomyiidae, les antennes de la larve sont réduites à de simples verres de montre.

Source : MNHN, Paris

On a déjà vu (p. 386) que si celles des Ditomyiidae étaient dans un état plésiomorphe, proche de celui des Bibionidae, celles des Bolitophilidae s'étaient certainement secondairement allongées. Les antennes larvaires de *Macrocera* sont beaucoup plus grandes que celles de tous les autres membres de la superfamille, puisque leur diamètre atteint près de la moitié de la longueur des plaques génales (fig. 152-155). Les plus grandes antennes connues chez les Mycetophiloidea, en dehors de celles de *Macrocera*, semblent être celles du Mycetophilidae Gnoristinae *Speolepta leptogaster* (Winnertz), où elles n'atteignent qu'environ le tiers de la longueur des gènes (MATILE, 1962). D'après PLACHTER (1979b), celles d'*Urytalpa ochracea* (Meigen) sont également bien développées, mais l'auteur ne donne ni figures ni chiffres.

Les antennes des Scatopsidae et des Bibionidae ne sont pas plus grandes que celles de l'ensemble des Mycetophiloidea ; la forte taille de celles de *Macrocera* représente sans ambiguïté une apomorphie. À l'inverse, les antennes de *Keroplatus tipuloides* sont particulièrement petites, même par rapport à celles des autres espèces connues du genre (comparer fig. 180-183 avec les fig. 724-725 et 729-730). Je ne doute pas qu'il s'agisse là d'une réduction, et donc d'une autapomorphie de cette espèce ; il en va de même de leur position très antérieure, unique chez les Mycetophiloidea.

C.1.4. LOBES LABRAUX LATÉRAUX

Les Arachnocampinae se distinguent des autres Keroplatidae par l'absence de lobes labraux latéraux. C'est aussi le cas des Ditomyiidae, et sans doute leur présence chez les Macrocerinae et les Keroplatinae (fig. 156, 187) est-elle apomorphe. Il serait cependant nécessaire d'étudier ces organes, dont PLACHTER (1979b) ne parle pas, dans le reste de la superfamille, avant d'arriver à une conclusion définitive.

C.1.5. CARDO MAXILLAIRE

La forme très allongée sagittalement du cardo maxillaire de *Macrocera* (fig. 161) est unique dans la superfamille, et à ma connaissance chez les Bibionomorpha dans leur ensemble. Selon le critère de rareté, cet état de caractère serait une autapomorphie du genre.

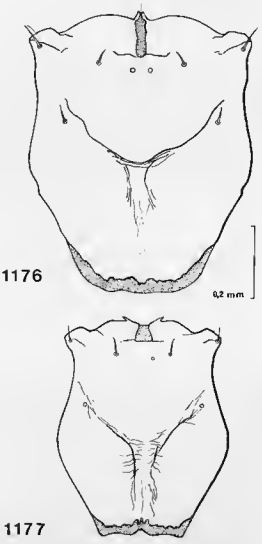


FIG. 1176-1177. — Apotomes clypéofrontaux (exuvies) : 1176, *Keroplatus tipuloides* Bosc ; 1177, *K. carbonarius* Bosc.

C.1.6. ZONE DÉSCLÉRIFIÉE POSTOCCIPITALE

L'état apomorphe de ce caractère, unique chez les Bibionomorpha, ne fait aucun doute. Il s'agit d'une tendance évolutive propre aux *Keroplatini*, mais non d'une autapomorphie de cette tribu. En effet, cette zone est très bien développée chez les *Keroplatus* (fig. 180-182, 724-725, 729-730) ; elle est plus discrète chez *Heteropterna* (fig. 559-560)

Source : MNHN, Paris

et *Tergostylus* (fig. 952-953), tandis qu'elle n'existe pas chez *Cerotelion* (fig. 448-449). Plus la zone postoccipitale sera étendue, plus elle sera considérée comme évoluée.

C.1.7. Incisions génales

Ces incisions sont absentes ou peu développées chez les Scatopsoidea, les Bibionoidea et les Mycetophiloidea autres que les Keroplatidae (*cf.* fig. 993-998). Par conséquent, plus les incisions génales seront profondes, plus elles seront tenues pour apomorphes. C'est particulièrement le cas chez *Keroplatus* (fig. 180-182), de même que chez *Orfelia* (fig. 1175), ce qui prouve que cet encochement a pu se produire á plusieurs reprises.

C.1.8. Apotome clypéofrontal

Le problème de ce sclérite a déjá été évoqué (p. 109) au sujet de sa séparation très nette en une zone frontale et une zone clypéale chez *Keroplatus tipuloides* Bosc et *carbonarius* Bosc (fig. 1176-1177), cette division étant beaucoup moins distincte chez les autres espèces du genre (fig. 724, 729). Compte tenu du fait que cette division ne se présente nulle part ailleurs cbez les Bibionomorpha, il s'agit très probablement ici, comme je le suggérais dans la Partie morphologique du présent travail, d'une division secondaire, et donc d'une apomorphie.

C.1.9. Tentorium

On a vu que les bras tentoriaux d'*Arachnocampa* (fig. 133) étaient mieux développés que ceux de *Macrocera* et de *Keroplatus*, ainsi d'ailleurs que des autres Keroplatidae pour lesquels ce caractère, découvert ici, a été observé. La robustesse des bras antérieurs du tentorium n'est plus prononcée que chez les Ditomyiidae (fig. 1178), les représentants les plus primitifs de la superfamille. Compte tenu que le tentorium des Bibionidae est encore plus développé, il fait peu de doute que celui des Arachnocampinae soit dans un état plus plésiomorphe que celui du reste de la famille.

Fig. 1178. — Tentorium de *Ditomyia fasciata* (Meig.). La plus grande partie de la plaque génale droite a été enlevée.

C.2. Thorax

C.2.1. Stigmates prothoraciques

On a vu que les stigmates prothoraciques des Keroplatidae étaient réduits, ce qui constituait l'une de leurs autapomorphies. Ils peuvent cependant demeurer ouverts (*Arachnocampa, Macrocera*), ou bien se fermer ; ce dernier cas est bien entendu le plus évolué, mais les deux états coexistent dans le genre *Keroplatus*, puisque ceux de *K. tipuloides* Bosc sont fermés et ceux de *K. testaceus* Dalman ouverts (Plachter, 1979b).

C.2.2. Spinulation

L'étude de la spinulation thoracique (comme celle de l'abdominale) chez les Diptères n'est pas suffisamment avancée pour que l'on puisse tirer des conclusions phylogénétiques de la nature et de la répartition des spinules chez les trois genres étudiés sur ce point. Il est cependant déjá permis de dire que la disposition des spinules prothoraciques de *Macrocera fasciata* Meigen, avec ses quatre sillons longitudinaux (fig. 217), absolument unique jusqu'ici, ne peut qu'être apomorphe.

Source : MNHN, Paris

C.3. Abdomen

C.3.1. Stigmates abdominaux

Le morphocline est ici évidemment le même que pour les stigmates prothoraciques, mais les stigmates abdominaux ont entièrement disparu chez *Arachnocampa*, qui est donc sur ce plan plus apomorphe, de même que, relativement, *Macrocera*, à stigmates obturés, est plus évolué que *Keroplatus*, où ils demeurent ouverts (fig. 243).

C.3.2. Lobes anaux

Ces lobes posent un problème difficile. Les Mycetophiloidea en possèdent normalement une seule paire, tandis qu'il en existe quatre chez les *Keroplatini* (fig. 247). Les Tipuliformia, les Anisopodiformia, les Bibioniformia, en possèdent deux paires, tandis que les Scatopsidae n'en ont qu'une (Brauns, 1954a), si bien qu'il est difficile de proposer ici un plan de base pour les Mycetophiloidea.

Si l'on se fie au critère de répartition, les deux paires de lobes anaux des *Keroplatini* devraient être considérées comme apomorphes. Par contre, si l'on fait appel à la comparaison hors-groupe, une plésiomorphie serait plus vraisemblable (avec disparition d'une paire chez les Scatopsidae et la majeure partie des Mycetophiloidea). On peut encore se demander si les lobes auriculaires supplémentaires, munis d'une seule sensille, des *Keroplatini*, sont bien homologues de ceux des Diptères primitifs tels que les Tipulidae. Faute d'une étude plus approfondie sur ces organes chez les Nématocères, il ne m'est pas possible de trancher. Ce caractère n'a été évoqué ici qu'en raison de son intérêt purement systématique, puisqu'il permet de séparer les larves de *Keroplatini* de celles de tous les autres Keroplatidae.

C.3.3. Organes lumineux

Ces organes sont bien évidemment apomorphes et celui, complexe, d'*Arachnocampa*, formé par l'extrémité cryptonéphridienne des tubes de Malpighi, avec un réflecteur trachéen, représente une forte autapomorphie du genre. Rappelons qu'il existe une autre structure fortement apomorphe des organes lumineux chez un *Orfeliini*, *Neoplatyura fultoni*, avec ses corps noirs accrochés sur des fibres musculaires (Bassot, 1978), tandis que la luminescence des larves de *Keroplatus* ne provient pas d'organes déterminés, mais de granules protéiques du corps gras (Bacetti, Crovetti & Santini, 1987).

C.4. Toiles et cocons de nymphose

La formation par la larve d'un cocon de nymphose abritant l'insecte au cours de cette période délicate de son existence représente bien entendu une apomorphie dont la valeur adaptative est indéniable. On sait depuis Dufour (1839b) que les Bolitophilidae sont dépourvus de cocon de nymphose ; il en va de même pour les Ditomyiidae (Keilin, 1919) et le Mycetophilidae Gnoristinae *Speolepta leptogaster* (Winnertz) (Schmitz, 1913). Tous les autres Mycetophiloidea en construisent un, plus ou moins élaboré (voir notamment Plachter, 1979a). Les plus évolués, des Mycetophilidae *Mycetophilini* des genres *Epicypta* et *Phronia*, recouvrent encore ce cocon d'une coque solide formée des excréments durcis de la larve (voir Steenberg, 1924).

En ce qui concerne les Keroplatidae, on a vu qu'*Arachnocampa* et *Macrocera* se métamorphosaient directement dans leur toile, sans tisser de cocon. Edwards (1925) a le premier fait remarquer que *Cerotelion* ne construisait pas de véritable cocon, la nymphe étant abritée par une toile lâche, contrairement à *Keroplatus*, argument repris par Matile & Burghele-Balacesco (1969) et Matile (1971) pour séparer les deux genres. J'ai déjà décrit (Matile, 1988c ; fig. 570) le cocon imparfait, protégé d'une toile spéciale, des *Heteropterna*. Il est donc facile de proposer un gradient de comportement débutant par la nymphose dans une toile larvaire, sans cocon, se poursuivant par une toile lâche et simple (*Cerotelion*) et aboutissant au cocon bien individualisé de *Keroplatus* et *Tergostylus*.

Heteropterna se singularise par le fait que son

Source : MNHN, Paris

cocon est rudimentaire chez *Heteropterna s. str.*, et complet comme *Keroplatus*, mais également muni d'une toile de protection, dans le sous-genre *Scrobicula*. Comme la larve d'*H. chazeaui* est capable de profiter du substrat pour y tisser son cocon, je suis tenté de penser qu'il s'agit ici d'une apomorphie plus prononcée que celle du type *Keroplatus*, son état imparfait étant secondaire.

Les quelques cocons connus chez les *Orfeliini* sont beaucoup moins élaborés que ceux des *Keroplatus*. Ils se rapprochent davantage de ceux de la plupart des Mycetophilidae, qui ne sont en fait formés que de filaments de même type que ceux de la toile larvaire, mais plus serrés (*cf.* PLACHTER, 1979a). Les cocons des Mycetophilidae Mycetophilinae sont plus élaborés, et sont plus proches de ceux du type *Keroplatus*.

Plus le réseau construit par la larve protégera la nymphe, plus il sera considéré comme apomorphe. La variété des cocons des Mycetophiloidea montre bien, toutefois, que celui-ci a évolué indépendamment à plusieurs reprises.

HYPOTHÈSES DE PHYLOGÉNIE

Les hypothèses de phylogénie présentées dans ce chapitre découlent tout naturellement de l'analyse des caractères qui précède. Pour chaque apomorphie présumée, on renverra donc à la numérotation de cette analyse. Les niveaux des sous-familles et des genres seront envisagés successivement, éventuellement aussi ceux des tribus d'une part, des sous-genres et des espèces d'autre part. Les analyses seront complétées par des matrices (annexe en fin de volume) des états de caractères reconnus et de leur répartition, y compris ceux qui n'ont pas été retenus pour l'édification des cladogrammes.

SOUS-FAMILLES

Pour la commodité de l'exposé, j'ai dû donner dès le début de la Partie phylogénétique proprement dite (p. 366-371) les premiers éléments qui permettaient de penser que les Arachnocampinae d'une part, les Macrocerinae et les Keroplatinae d'autre part, formaient deux groupes monophylétiques. Ces éléments ont déjà été cités sommairement en 1981 (MATILE, 1981a). Les paragraphes suivants permettront de mieux préciser les caractères indiquant que les trois sous-familles de Keroplatidae sont bien monophylétiques, et que les Arachnocampinae représentent le groupe-frère des deux autres, L'hypothèse de phylogénie des Keroplatidae au niveau des sous-familles est résumée par le cladogramme de la figure 1179.

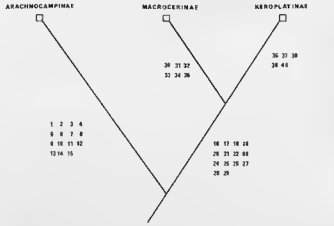


FIG. 1179. — Relations phylogénétiques entre les trois sous-familles formant les Keroplatidae. Explications dans le texte.

MONOPHYLIE DES ARACHNOCAMPINAE

En 1981, je citais pour cette sous-famille monotypique deux autapomorphies. La première était représentée par l'absence de la nervure R4, avec en même temps R1 et R5 très éloignées l'une de l'autre, et la deuxième par la modification en appareil lumineux des tubes de Malpighi

Source : MNHN, Paris

de la larve. L'analyse beaucoup plus détaillée des caractères menée ici permet de porter à 15 le nombre d'autapomorphies indiquant la monophylie des Arachnocampinae (fig. 1179, **1-15**).

Imago

* Foramen magnum en position centrale (A.1.1).
* Présence d'un sclérite médiocellaire (A.1.3).
* Absence de tout postmentum, même rudimentaire (A.1.11).
* Absence du présternite I (A.2.1.3).
* Absence d'incision alulaire (A.4.4)
* Perte de R4, avec éloignement concomitant de R1 et R5 entre elles (A.4.5.8).
* Perte des rapports de la transverse basale avec la transverse antérieure (A.4.5.11).
* Mâle : hypoprocte largement encoché basalement (A.6.3).
* Mâle : édéage sclérifié à la face dorsale (A.6.9.2.3).
* Mâle : apodème éjaculateur réduit á une languette peu sclérifiée et située dorsalement á l'édéage (A.6.9.2.4).

Nymphe

* Notothèque portant une crête sagittale (B.1).

Larve

* Capsule céphalique allongée et étranglée au milieu (C.1.1).
* Deux paires de stemmates (C.1.2).
* Perte des stigmates abdominaux (C.3.1).
* Présence d'un organe lumineux spécialisé, formé des tubes de Malpighi, photogènes, et d'un réflecteur trachéen (C.3.3).

Monophylie des Macrocerinae

J'ai déjà souligné combien l'hypothèse de monophylie des Macrocerinae était confortée par la présence d'un sclérite cérébral, probablement unique chez les Diptères, á laquelle on pouvait ajouter la perte des peignes tibiaux médians et postérieurs (Matile, 1973a, 1979a, 1981a, etc.). L'analyse des caractères permet d'en ajouter trois autres dont deux, larvaires, n'ont qu'une valeur prédictive puisque nous ne connaissons que les larves du genre *Macrocera*. Les autapomorphies de la sous-famille seraient donc les suivantes (fig. 1179, **30-35**) :

Imago

* Présence d'un sclérite cérébréal (A.1.2).
* Hanches I plus longues que les II-III (A.3.1.1).
* Perte des macrochètes tibiaux (quelques-uns, relictuels, aux tibias III, chez *Robsonomyia* et *Schlueterimyia*) (A.3.3.2).
* Perte des peignes tibiaux II-III (A.3.3.5).

Larve

* Antennes de grande taille, atteignant prés de la moitié des gènes (C.1.3).
* Cardo maxillaire étiré sagittalement (C.1.5)

Monophylie des Keroplatinae

J'ai fait remarquer dès 1973 qu'une fois les Arachnocampinae et les Macrocerinae isolés en tant que sous-familles, il n'existait guère d'éléments permettant d'étayer la monophylie des Keroplatinae (Matile, 1973a). Faute d'avoir pu réviser les *Orfeliini*, je ne veux pas exclure totalement la possibilité qu'ils soient en effet polyphylétiques, mais je signale d'ores et déjà un certain nombre de synapomorphies présumées qui, quoique moins prononcées que les précédentes, me semblent en faveur d'une hypothèse de monophylie. Elles portent toutes sur les imagos, et surtout sur les femelles (fig. 1179, **36-40**).

* Métépisterne nettement plus long que haut (A.2.3).

Source : MNHN, Paris

* Perte du premier stigmate abdominal (A.8.4).
* Femelle : tergite VIII réduit ou entièrement membraneux, complètement invaginé sous le VII (A.7.1).
* Femelle : tergite IX entièrement membraneux (A.7.3).
* Femelle : cerques unisegmentés (A.7.7).

Relations entre sous-familles

Les relations de groupe-frère entre Arachnocampinae et Macrocerinae + Keroplatinae, partiellement résolues dès 1981 (Matile, 1981b), puis reprises ici au sujet de la monophylie des Keroplatidae (p. 366), sont largement corroborées par l'analyse détaillée des caractères, puisque de très nombreuses synapomorphies se sont révélées entre Macrocerinae et Keroplatinae. Elles sont en effet au nombre de 14 (fig. 1179, **16-29**) :

Imago

* Postpronotum plus ou moins fusionné, dorsal (A.2.1.1).
* Suture transverse effacée (A.2.2.1).
* Latérotergite large et oblique (A.2.2.4).
* Mésépimère étroit ventralement, parfois nul (A.2.2.8).
* Costale non prolongée après l'apex de l'aile (A.4.5.2).
* Une fusion radiomédiane (A.4.5.10).
* Mâle : segment VIII court et largement, parfois entièrement, enfoncé sous le VII (A.5.7).
* Mâle : épiprocte absent (A.6.1).
* Mâle : tergite X absent (A.6.2).
* Mâle : sternite IX fusionné ou disparu (A.6.6).
* Femelle : sternite VIII entièrement divisé en deux (A.7.2).
* Femelle : tergite IX réduit ou entièrement membraneux (A.7.3).

Larve

* Des lobes labraux latéraux (C.1.4).
* Bras tentoriaux antérieurs très réduits (C.1.9).

Remarque. — On notera que l'apomorphie présumée de la présence chez la larve de lobes labraux latéraux demande à être contrôlée par une étude élargie au reste des Mycetophiloïdea.

SOUS-FAMILLE DES ARACHNOCAMPINAE

Les Arachnocampinae n'étant formés que de deux sous-genres ne comprenant chacun que deux espèces représentent forcément un taxon monophylétique composé de deux couples d'espèces-sœurs ; en donner un cladogramme serait donc superflu. Le cas serait plus intéressant s'il existait bien une cinquième espèce d'*Arachnocampa* aux Iles Fidji, comme le suggère Harvey (1952). On notera simplement que le sous-genre *Arachnocampa s. str.* est plus apomorphe que *Campara* par son sclérite médiocellaire mieux développé, son sternite IX moins largement séparé des gonocoxopodites et son édéage plus allongé, tandis qu'il est plus plésiomorphe par la persistance de soies acrosticales postérieures et la non-réduction des éperons tibiaux.

SOUS-FAMILLE DES MACROCERINAE

Rappelons que nous avons ici séparé les Macrocerinae en deux tribus, *Macrocerini* et *Robsonomyiini* (p. 137). Nous envisagerons successivement le problème de la monophylie des différents genres et sous-genres qui composent la sous-famille, puis celui des relations de parenté entre espèces des quelques genres plurispécifiques, celui de la monophylie des deux tribus

Source : MNHN, Paris

reconnues, et enfin celui des relations phylogénétiques entre les différents genres de *Macrocerini* et de *Robsonomyiini*. Au cours de l'analyse, l'état apomorphe est mentionné en premier ; l'état plésiomorphe suit en *italiques* puis, entre parenthèses, la référence à l'analyse des caractères ; le numéro correspondant au cladogramme est indiqué en gras.

Monophylie des genres et sous-genres

Sauf pour les sous-genres, je ne donnerai ici que les apomorphies uniques et exclusives, au moins au sein des Macrocerinae. Les apomorphies apparues parallèlement seront évoquées si nécessaire au sujet des relations intertribales et intergénériques et seront toutes mises en évidence par la présentation des matrices de caractères (en annexe).

Genre *Angazidzia* Matile

Ce genre est l'un des plus apomorphe de la sous-famille. Sa monophylie est en effet étayée par neuf autapomorphies, dont la plupart portent sur les genitalia mâles (fig. 1181, **22-30**).

* Calus huméral saillant vers la tête. *Calus huméral non saillant* (A.2.1.1).

* Mâle : segment VIII entièrement télescopé dans le VII. *Segment VIII libre à l'apex* (A.5.7).

* Mâle : cerques rétrécis à l'apex et fusionnés à la base. *Cerques larges et entièrement séparés* (A.6.4).

* Mâle : tergite IX avec de longues apophyses articulaires basales. *Tergite IX simple* (A.6.5).

* Mâle : synsclérite avec une forte dépression sagittale ventrale. *Synsclérite non déprimé* (A.6.7.2.2).

* Mâle : synsclérite prolongé latéralement par deux processus saillants en arrière. *Synsclérite sans processus* (A.6.7.4).

* Mâle : gonostyles concaves et trilobés. *Gonostyles simples, cylindriques* (A.6.8.6).

* Femelle : tergite IX invaginé et désclérifié latéralement. *Tergite IX libre et entièrement sclérifié* (A.7.3).

Remarque. — Le tergite IX mâle d'une espèce de *Paramacrocera* (fig. 378) est prolongé en arrière comme celui d'*Angazidzia* ; il s'agit cependant davantage ici de la conséquence d'une large échancrure postérieure que de la formation de deux véritables processus articulaires que porte le tergite IX d'*Angazidzia* (fig. 260).

Genre *Chiasmoneura* de Meijere

Trois autapomorphies ont été relevées pour ce genre (fig. 1181, **31-33**), dont je rappelle que je l'ai divisé en trois sous-genres, *Chiasmoneura s. str.*, *Prochiasmoneura* et *Synesostyla* (Matile, 1988a).

* Sclérite cérébral entièrement dénudé ou seulement avec quelques soies marginales. *Cérébral entièrement cilié* (A.1.2).

* Costale fortement raccourcie, interrompue bien avant l'apex de l'aile. *Costale prolongée jusqu'à l'apex de l'aile* (A.4.5.2).

* Culb fortement recourbée à l'apex. *CuI faiblement courbée* (A.4.5.15).

Sous-genre *Chiasmoneura s. str.*

Ce sous-genre se distingue de *Prochiasmoneura* et de *Synesostyla* par les huit synapomorphies suivantes (fig. 1180, **1-8**) :

* Antennes à flagelle bicolore. *Flagelle unicolore* (A.1.9.3).

* Soies scutales réduites. *Soies scutales grandes* (A.2.2.1).

* Ailes très vivement colorées, avec une bande médiane blanche nettement délimitée. *Ailes moins vivement colorées, sans bande médiane très distincte (ailes hyalines dans le plan de base)* (A.4.2.)

* Pétiole de la fourche médiane largement effacé. *Pétiole entier* (A.4.5.13).

* Anale courte et anguleuse. *Anale longue et régulièrement courbée* (A.4.5.17).

* Nervure M2 nue à la face ventrale. *M2 ciliée ventralement* (A.4.5.19).

* Nervure M4 nue à la face ventrale. *M4 ciliée ventralement* (d°).

* Mâle : présence d'une bosse gonocoxale avant l'aire membraneuse ventrale. *Synsclérite gonocoxal non soulevé* (A.6.7.2.2).

Source : MNHN, Paris

Remarques. — La nervure anale est également raccourcie chez *Kelneria*, *Paramacrocera s. str.* et quelques espèces de *Macrocera*, mais elle n'est pas fortement anguleuse comme chez *Chiasmoneura s. str.* Le parallélisme a été postulé ici en ce qui concerne le raccourcissement. Dans le genre *Macrocera*, le flagelle antennaire est parfois bicolore, et les soies scutales sont souvent réduites, voire absentes.

Sous-genre *Prochiasmoneura* Matile

Ce sous-genre ne porte que trois autapomorphies (fig. 1180, **14-16**) ; encore ne sont-elles pas uniques et exclusives, et n'ont-elles valeur qu'à l'intérieur du genre *Chiasmoneura* lui-même.

* Ocelle médian réduit. *Ocelle médian aussi grand que les externes* (A.1.4).

* Trompe fortement raccourcie. *Trompe longue* (A.1.11 ; 15).

* Latérotergite à grand axe plus oblique. *Latérotergite plus proche de la verticale* (A.2.2.4).

Sous-genre *Synesostyla* Matile

J'ai relevé quatre synapomorphies, également non exclusives, pour les espèces de ce sous-genre (fig. 1180, **10-13**).

* Yeux émarginés au-dessus des antennes. *Yeux entiers* (A.1.5).

* Une bande pleurale luisante prolongée sur la hanche II. *Pleures et hanches unicolores.*

* Mâle : une paire de processus gonocoxaux apicaux. *Pas de processus gonocoxaux* (A.6.7.4).

* Mâle : gonostyles bilobés ou trilobés. *Gonostyles simples, cylindriques* (A.6.8.6).

Remarque. — Le deuxième caractère (**11**), qui intéresse à la fois le mésépisterne, le mésokatépisterne et la hanche, n'a pas été exposé dans l'analyse ; quelques espèces du genre *Macrocera* le portent aussi, ainsi que des Keroplatinae.

Genre *Chiasmoneurella* Matile

Ce genre est particulièrement plésiomorphe ; deux apomorphies seulement ont été relevées, dont seule la dernière est unique et exclusive pour les Macrocerinae (Fig. 1181, **20-21**).

* Membrane alaire nue. *Membrane alaire avec des macrotriches* (A.4.3).

* Mâle : tergite IX avec des apodèmes basaux courts et épais. *Tergite IX simple* (A.6.5).

Genre *Hesperodes* Coquillett.

Contrairement au précédent, *Hesperodes* est un genre fortement apomorphe, pour lequel huit caractères uniques et exclusifs ont été reconnus (fig. 1181, **34-41**).

* Sclérite cérébral haut, massif, sillonné en avant. *Cérébral aplati, lisse* (A.1.2).

* Front soulevé en bourrelet transverse. *Front plat* (A.1.6).

* Scutum et abdomen à longue pilosité dressée et dorée. *Scutum et abdomen non pileux* (A.2.2.1 ; A.5.3).

* Hanches pubescentes. *Hanches à soies dispersées* (A.3.1.3).

* Zone sensorielle du tibia 1 formée de petits peignes superposés. *Zone sensorielle en crypte dépourvue de peigne* (A.3.3.4).

* Costale ne dépassant pas R5. *Costale dépassant largement R5* (A.4.5.9).

* Mâle : tergite IX divisé en deux plaques et une bande basale. *Tergite IX entier* (A.6.5).

* Mâle : gonostyles aplatis dorsoventralement. *Gonostyles cylindriques ou aplatis latéralement* (A.6.8.3).

Remarque. — On pourrait ajouter à ces apomorphies deux états de caractères portant sur la femelle, mais comme celle-ci demeure inconnue chez le genre-frère d'*Hesperodes*, ils n'ont pas été introduits dans le cladogramme :

* Tergite VIII en grande partie invaginé. *Tergite VIII en grande partie libre* (A.7.1).

* Tergite IX entièrement membraneux. *Tergite IX bien sclérifié* (A.7.3).

Genre *Macrocera* Meigen

J'ai déjà suggéré que ce genre était probablement polyphylétique, quelques espèces n'y étant pas à leur place. Tel qu'il est actuellement conçu, il montre trois autapomorphies exclusives pour les Macrocerinae (fig. 1181, **9-11**).

* Antennes à scape fortement globuleux. *Scape cylindrique* (A.1.9.1).

Source : MNHN, Paris

* Flagelle antennaire très allongé. *Flagelle antennaire plus court que le corps* (A.1.9.3).

* Zone membraneuse sous-scutellaire élargie. *Zone sous-scutellaire en bandelette étroite* (A.2.2.3).

Remarque. — Le dernier état de caractère se présente aussi chez certains *Keroplatini* (*Ctenoceridion* et *Heteropterna*) ; le parallélisme ne fait pas de doute en l'occurence.

Genre *Paramacrocera* Edwards

Deux apomorphies seulement (fig. 1181, **13-14**) ont été relevées pour ce genre, que j'ai divisé en deux sous-genres, *Paramacrocera s. str.* et *Freemaniola*.

* Face réduite à une très mince bandelette médiane ou séparée en deux parties. *Face large et entière* (A.1.7).

* Flagellomères antennaires 2-14 monoliformes. *Flagellomères plus longs que larges* (A.1.9).

Sous-genre *Paramacrocera s. str.*

Quatre autapomorphies étayent la monophylie de ce sous-genre, étant entendu que seule celle portant sur le mètépisterne est unique dans la sous-famille, les trois autres n'étant valables qu'à l'intérieur du genre.

* Mètépisterne très large. *Mètépisterne plus haut que large* (A.2.3).

* Éperons II-III réduits, à peine plus longs que le diamètre apical des tibias. *Eperons doubles de la largeur apicale des tibias* (A.3.3.3).

* Sous-costale courte, ne dépassant pas la base de Rs. *Apex de la sous-costale proche du milieu de l'aile* (A.4.5.3).

* Anale réduite. *Anale complète* (A.4.5.17).

Sous-genre *Freemaniola* n. subg.

À l'inverse du précédent, ce sous-genre ne porte pas d'apomorphie unique pour les Macrocerinae. Trois ont été reconnues à l'intérieur du genre.

* Latérotergite à grand axe très oblique. *Grand axe du latérotergite proche de la verticale* (A.2.2.4).

* Membrane alaire sans macrotriches. *Membrane alaire avec des macrotriches* (A.4.3).

* Mâle : synsclérite gonocoxal avec une large zone membraneuse. *Synsclérite entièrement sclérifié ventralement* (A.6.7.2.1).

Genre *Vockerothia* n. gen.

Ce genre présente trois autapomorphies seulement, mais toutes trois uniques dans la sous-famille, la première étant de surcroît unique chez les Mycetophiloidea (fig. 1181, **42-44**).

* Front très développé. *Front petit* (A.1.6).

* Mésépimère absent ventralement, sa partie dorsale élargie. *Mésépimère entier et non élargi dorsalement* (A.2.2.8).

* Mâle : gonostyles à insertion dorso-interne. *Gonostyles à insertion latérale* (A.6.8.9).

Remarque. — Deux autres genres, l'un appartenant aux Macrocerinae *Robsonomyiini (Micrepimera)*, l'autre aux Keroplatinae *Keroplatini* (*Nauarchia*) ont la partie ventrale du mésépimère absente, mais cet état de caractère ne s'accompagne pas d'un élargissement dorsal.

Genre *Kelneria* Matile

Bien qu'il s'agisse d'un genre fossile, *Kelneria* possède trois apomorphies uniques chez les Macrocerinae (fig. 1182, **13-15**).

* Dernier flagellomère antennaire apiculé. *Dernier flagellomère sans apicule* (A.1.9.3).

* Mâle : tergite IX portant des processus latéraux ciliés. *Tergite IX simple* (A.6.5).

* Mâle : gonostyles très réduits. *Gonostyles grands* (A.6.8.2).

Genre *Micrepimera* n. gen.

Ce genre, comme les deux suivants, fait partie des Macrocerinae les plus évolués. Il porte en effet, outre plusieurs apomorphiques uniques chez les Macrocerinae, un état de caractère unique chez les Keroplatidae, celui de la très forte réduction du mésépimère (fig. 1182, **20-26**).

* Antennes : flagelle réduit à 13 articles. *Quatorze flagellomères* (A.1.9.3).

Source : MNHN, Paris

* Les trois derniers flagellomères réduits et formant un angle apical. *Derniers flagellomères de même taille que les précédents et en continuité avec eux* (A.1.9.3).

* Mésépimère réduit à un petit sclérite dorsal. *Mésépimère grand et prolongé jusqu'aux hanches* (A.2.2.8).

* Hanches III élargies dorsalement. *Hanches III étroites* (A.3.1.2).

* Rs réduite à une trace. *Rs entièrement sclérifiée* (A.4.5.5).

* Anale affaiblie sur tout son trajet. *Anale au plus affaiblie à l'apex* (A.4.5.17).

* Mâle : gonostyles pointus à l'apex, avec une seule petite dent terminale. *Gonostyles non rétrécis, avec deux dents terminales* (A.6.8.7).

Genre *Robsonomyia* Matile & Vockeroth

Toutes les apomorphies de ce genre mentionnées ci-dessous (fig. 1182, **34-40**) sont uniques et exclusives pour les Macrocerinae, sauf la deuxième, qui se rencontre aussi chez les autres *Robsonomyiini*, mais dans un état moins évolué.

* Zone membraneuse céphalique étendue le long de la plus grande partie de la marge postérieure des yeux composés. *Seulement la, marge dorsale bordée par une zone membraneuse* (A.1.2).

* Médiotergite fortement prolongé en arrière et anguleux à l'apex. *Médiotergite moins prolongé et arrondi à l'apex* (A.2.2.3).

* Anépisterne presque aussi long que le katépisterne, avec croissance aux dépens de la zone membraneuse péristigmatique. *Anépisterne plus court que le katépisterne* (A.2.2.6).

* Sous-costale très courte et se jetant sur la radiale. *Sous-costale longue et se terminant sur C* (A.4.5.3).

* Base de la médiane totalement absente. *Base de la médiane visible au moins sous forme de trace* (A.4.5.12).

* Mâle : apodèmes gonocoxaux réduits et dirigés verticalement. *Apodèmes gonocoxaux longs et horizontaux* (A.6.9.1).

* Mâle : apodème éjaculateur longuement bifide à l'extrémité. *Apodème éjaculateur simple* (A.6.9.2.4).

Genre *Srilankana* n. gen.

Comme le genre précédent, *Srilankana* présente de nombreuses apomorphies qui ne se rencontrent nulle part ailleurs chez les Macrocerinae (fig. 1182, **27-33**).

* Suture médiopleurale effacée ventralement. *Suture médiopleurale entière* (A.2.2.5).

* Microchètes tibiaux disposés en rangées régulières. *Microchètes tibiaux irrégulièrement disposés* (A.3.3.1).

* Sous-costale effacée à l'apex. *Sous-costale entière* (A.4.5.3).

* Transverse basale presque entièrement effacée. *Transverse basale entièrement sclérifiée* (A.4.5.11).

* Base de la médiane capturée par Rs. *Base de la médiane indépendante de Rs* (A.4.5.12).

* Mâle : cerques fortement rétrécis à l'apex. *Cerques non rétrécis* (A.6.4).

* Mâle : base des faces dorsales du synsclérite gonocoxal absente. *Faces dorsales du synsclérite complètes* (A.6.7.1).

Relations phylogénétiques au niveau spécifique

Genre *Chiasmoneura* de Meijere

Ce genre comprend trois sous-genres, *Chiasmoneura s. str.* (quatre espèces), *Prochiasmoneura* (neuf espèces) et *Synesostyla* (trois espèces). Sont donc à envisager les relations phylogénétiques entre les espèces des différents sous-genres d'une part, et des sous-genres entre eux d'autre part (fig. 1180).

Sous-genre *Chiasmoneura s. str.*

Deux groupes caractérisés par plusieurs synapomorphies sont immédiatement mis en évidence à la lecture de la description du sous-genre et à l'examen des figures correspondantes (fig. 264-280). Le premier est formé par *Ch. cyclophora* et *quinquemaculata*, réunis par les trois synapomorphies suivantes (**39-41**) :

Source : MNHN, Paris

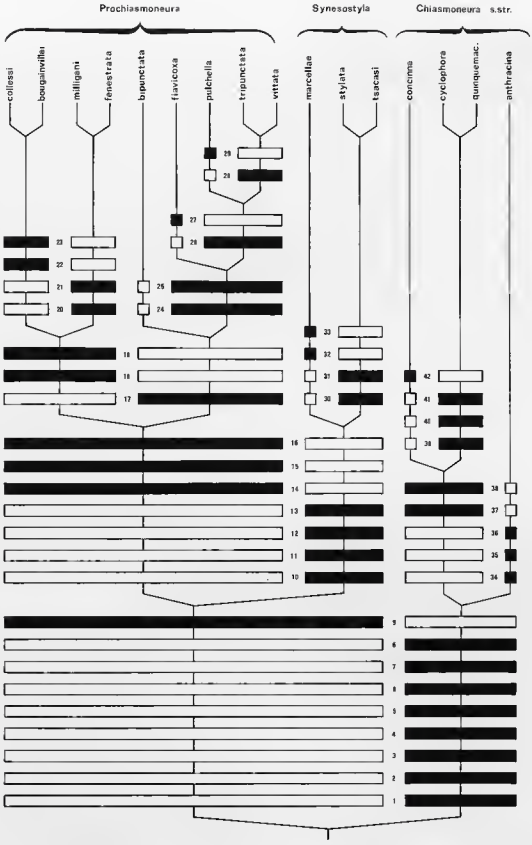


FIG. 1180. — Relations phylogénétiques entre les sous-genres et les espèces formant le genre *Chiasmoneura*. Explications dans le texte.

Source : MNHN, Paris

* Sous-costale courte, se terminant bien avant la base de Rs. *Sous-costale se terminant après Rs* (A.4.5.3).

* Fusion radiomédiane relativement longue, non punctiforme. *Fusion radiomédiane punctiforme* (A.4.5.10).

* Perte des soies externes des hanches postérieures. *Hanches postérieures avec des soies externes* (A.3.1.3).

Le second n'est représenté que par *Ch. anthracina*, l'espèce-type, caractérisée par les trois autapomorphies suivantes **(34-36)** :

* Pétiole de la fourche médiane entièrement effacé. *Pétiole de la fourche médiane au moins en partie sclérifié* (A.4.5.13).

* Base de M2 largement effacée. *Base de M2 complète* (A.4.5.13).

* Mâle : zone membraneuse de la face ventrale du synsclérite gonocoxal grande. *Zone membraneuse ventrale petite* (A.6.7.2.1).

Le seul problème demeure donc de savoir si la dernière espèce, *Ch. concinna*, est plus proche de *Ch. anthracina* que du couple *cyclophora-quinquemaculata*. Il est facile de décider en faveur de la deuxième hypothèse, les trois espèces en question partageant la présence d'une petite tache alaire blanche et ronde entre M2 et M4, inconnue à cet emplacement chez les autres Macrocerinae à ailes colorées, et donc probablement apomorphe en raison du critère de répartition (**37**). S'y ajoute la bande médiane blanche prolongée jusqu'à la costale (**38**). *Ch. concinna*, quant à lui, est caractérisé par son tergite IX mâle, pentagonal et mieux développé que dans le reste du sous-genre (**42**).

L'hypothèse de phylogénie de la figure 1180 implique quelques parallélismes, tels celui du développement indépendant d'une bande blanche médiane complète et l'envahissement du champ anal par la couleur blanche chez *Ch. cyclophora* et *Ch. concinna*.

Sous-genre ***Prochiasmoneura*** Matile

Depuis l'achèvement de ma thèse (MATILE, 1986b), j'ai eu l'occasion d'examiner trois espèces inédites qui se sont ajoutées aux quatre espèces afrotropicales et aux deux néo-zélandaises que comprenait alors ce sous-genre. Il s'agit de *Ch. pulchella*, de Côte d'Ivoire (MATILE, 1988a), de *Ch. collessi*, d'Australie, et de *Ch. bougainvillei*, des Iles Salomon, les deux dernières décrites dans le présent travail. Ces nouvelles données m'amènent naturellement à réviser l'hypothèse de phylogénie précédemment émise. Avec les espèces afrotropicales, j'avais en effet formé un groupe présumé monophylétique en raison de trois synapomorphies : antennes élargies à la base (A.1.9.3), sous-costale réduite (A.5.5.3) et gonostyles bi- ou trifurqués (A.6.8.6). Or *Ch. pulchella*, connu par une seule femelle, n'a pas les antennes élargies, tandis qu'elles le sont distinctement chez le mâle de *Ch. collessi* (mais pas chez la femelle). Il semble donc que j'ai accordé trop d'importance à ce caractère. Par ailleurs, ces deux espèces australasiennes ont la sous-costale abrégée, et même libre à l'apex chez l'une d'entre elles (*Ch. bougainvillei*).

La monophylie du groupe néo-zélandais (*Ch. fenestrata* et *milligani*) reposait sur deux synapomorphies, qui demeurent valides après l'adjonction de *Ch. collessi* et *bougainvillei* (formant ainsi le groupe australasien *milligani*$^+$). Ce sont :

* La zone désclérifiée ventrale du synsclérite gonocoxal étendue. *Zone gonocoxale membraneuse petite* (A.6.7.2.1 ; **18**).

* La membranisation au moins partielle du tergite X femelle. *Tergite X entièrement sclérifié* (A.7.5 ; **19**) (noter que la femelle de *Ch. collessi* possède un tergite X presque entièrement membraneux, mais que celle de *Ch. bougainvillei* reste inconnue).

Regrouper les espèces afrotropicales et *Ch. collessi* et *bougainvillei* sur la base de la réduction de la sous-costale paraît peu raisonnable (et moins économique) en raison des fortes synapomorphies contradictoires présentées par les genitalia mâles et femelles. Par conséquent, et jusqu'à plus ample informé, la monophylie du groupe afrotropical (*bipunctata*$^+$) ne devient plus fondée que sur la division des gonostyles (A.6.8.6 ; **17**).

Dans le groupe *milligani*$^+$, un couple d'espèces-sœurs paraît formé par *Ch. collessi* et *bougainvillei*, en raison de la réduction de la sous-costale (A.4.5.3 ; **22**), présumée apparue parallèlement dans le groupe *bipunctata*$^+$, et de la compression inhabituelle des gonostyles (comparer fig. 302-303 et 304-305 ; **23**). *Ch. collessi* se

Source : MNHN, Paris

distingue par sa coloration alaire plus prononcée, proche de celle des *Chiasmoneura s. str.* (A.4.2), la brièveté de la costale (A.4.5.2) et l'épaississement basal des antennes mâles (A.1.9.3). *Ch. bougainvillei* est caractérisé par sa zone membraneuse sous-scutellaire plus étendue (A.2.2.3), l'effacement apical de la sous-costale (A.4.5.3) et l'interruption basale de M2 (A.4.5.13). Le couple formé par *Ch. milligani* et *fenestrata* est caractérisé par la présence d'une bande pleurale prolongée sur la hanche **II (20)**, apparue parallèlement chez le sous-genre *Synesostya* (*cf.* p. 482) et par les flagellomères antennaires 5-6 annelés (A.1.9.3 ; **21** ; également chez *Chiasmoneura s. str.*). *Ch. fenestrata* est plus apomorphe par la présence de bandes scutales (A.2.2.1) et surtout par la plus grande étendue de sa zone gonocoxale membraneuse, tandis que *Ch. milligani* a comme autapomorphie sa coloration antennaire plus vive.

Au sein du groupe afrotropical *bipunctata*+, un sous-groupe formé de *Ch. tripunctata, flavicoxa, pulchella* et *vittata* semble monophylétique sur la base de deux apomorphies, la présence de trois taches blanches à l'apex de l'aile (**24** ; deux chez *Ch. bipunctata*) et celle de trois bandes scutales longitudinales (**25**). J'avais précédemment donné comme autapomorphie de *Ch. bipunctata* le fait qu'il avait un protarse **I** bien plus réduit que les trois autres espèces, puisqu'il n'atteignait que la moitié de la longueur du tibia (A.3.4.1), mais *Ch. pulchella* présente le même état de caractère. Je n'ai pas encore découvert d'apomorphie susceptible de caractériser l'espèce.

Trois autres espèces, *Ch. tripunctata, vittata* et *pulchella*, se distinguent en outre par leurs bandes scutales vivement colorées (A.2.2.1 ; **26**), tandis que *Ch. flavicoxa* est fortement apomorphe par ses gonostyles profondément trilobés (A.6.8.6 ; **27**). Ne connaissant *Ch. tripunctata* que par le sexe mâle, et *Ch. vittata* et *pulchella* que par le sexe femelle, il m'est difficile de présenter une hypothèse de parenté pour ce sous-groupe, très homogène dans ses caractères non génitaux. *Ch. pulchella* se singularise par son flagelle antennaire non épaissi (plésiomorphie) et la nette interruption de la transverse basale (apomorphie ; **29**). Je suis donc tenté de l'isoler comme espèce-sœur des deux autres, dont l'autapomorphie serait l'épaississement du flagelle antennaire (**28**). En dehors des genitalia, qu'il est impossible de comparer, *Ch. tripunctata* posséderait deux autapomorphies, l'effacement de Rs (A.4.5.5) et la brièveté de la costale (A.4.5.2), et *Ch. vittata* une, la très large interruption basale de M4 (A.4.5.13) (mais celle-ci existe aussi chez *Ch. pulchella*). Cette hypothèse sera testée par la découverte des sexes manquants.

Sous-genre *Synesostyla* Matile

Des trois espèces du sous-genre, deux, *Ch. stylata* et *tsacasi*, se distinguent immédiatement par leurs brosses serrées de soies gonostylaires, caractère unique chez les Macrocerinae (A.6.8.6 ; **30**), auquel s'ajoutent les processus (A.6.7.4 ; **31**) encadrant distalement la zone membraneuse gonocoxale. *Ch. marcellae*, dont l'hypopyge est dépourvu de brosses et les processus distaux à peine saillants, est caractérisé à son tour par ses ailes nettement plus vivement colorées (A.4.2 ; **32**) et la costale interrompue à l'extrémité de R5 (A.4.5.2 ; **33**). Je propose donc de considérer ce sous-genre comme formé d'un couple d'espèces-sœurs, *Ch. stylata* et *tsacasi*, dont *Ch. marcellae* est à son tour l'espèce-sœur. Aucun phénomène notable de parallélisme ne semble impliqué par cette hypothèse.

Relations entre sous-genres

Une seule synapomorphie présumée permet de penser que les sous-genres *Prochiasmoneura* et *Synesostyla* sont plus étroitement apparentés entre eux qu'avec *Chiasmoneura s. str.*, la réduction des protarses 1 (A.3.4.1 ; **9**), qui sont au plus légèrement supérieurs à la moitié de la longueur des tibias. *Chiasmoneura s. str.* est évidemment fortement apomorphe par rapport aux deux autres, puisque huit synapomorphies le caractérisent.

Les relations phylogénétiques postulées pour les sous-genres de *Chiasmoneura* impliquent notamment deux parallélismes, celui de la disparition des soies du sclérite cérébral indépendamment chez *Chiasmoneura s. str.* et *Prochiasmoneura* (A.1.2), et celui de la réduction de la sous-costale à la fois chez *Ch. cyclophora* et *quinquemaculata* d'une part, et chez certains *Prochiasmoneura* d'autre part. On notera que les espèces afrotropicales du sous-genre *Prochiasmoneura*,

Source : MNHN, Paris

comme les *Synesostyla*, ont des gonostyles plus ou moins divisés. Dans le premier cas, il s'agit de processus situés dans le même plan, qui résultent sans doute de la division plus ou moins profonde des gonostyles primitifs (fig. 286-287, 297-299), dont le premier état est visible chez *Ch. bipunctata* (fig. 286-287). En ce qui concerne *Synesostyla*, il s'agit manifestement de l'apparition de lobes supplémentaires (fig. 310-311, 317-320).

Genre *Macrocera* Meigen

Ce genre n'ayant pas été révisé, il n'est pas possible de proposer une hypothèse de phylogénie pour les espèces qui le composent. Celles-ci, auxquelles s'ajoutent de nombreuses espèces inédites, approchent aujourd'hui les 200, et il est par conséquent improbable qu'il en soit jamais établi une. J'ai cependant déjà fait allusion aux taches alaires très caractéristiques du groupe oriento-afrotropical *ephaemaeroformis* (p. 164, 425 ; *cf.* aussi fig. 340, *M. puncticosta*, qui appartient á ce groupe) et du groupe oriental *ornata* (p. 425 ; fig. 341), dont la disposition et la couleur ne peuvent manquer d'être apomorphes et donc de délimiter des ensembles monophylétiques. Ces groupes comprennent cependant des espèces inédites, et je pense prématuré de les évoquer ici.

Par ailleurs, Vockeroth (1976) a reconnu un groupe bolarctique *nobilis*, et j'ai donné quelques informations sur un groupe néotropical *concinna* (Matile, 1982b). Si mon interprétation de la plésiomorphie des soies métépisternales (A.2.3), caractéristiques du groupe de *M. nobilis*, est correcte, ce groupe semble relativement plésiomorphe, du moins si l'on en juge par la diagnose de Vockeroth (je n'ai eu sous les yeux aucune de ses espéces). Sa seule autapomorphie, en effet, serait la brièveté de la costale, qui ne dépasse qu'á peine l'apex de R5 (A.4.5.2). Les autres apomorpbies signalées, scutum á bandes longitudinales, membrane alaire dépourvue de macrotriches, anale entiérement nue, se présentent chez de nombreuses autres espèces du genre. Ce groupe renferme quatre espéces, *M. insignis, nobilis, summatis* et *grandis*, les deux premières néarctiques, les deux dernières paléarctiques.

Le groupe *concinna* comprend quatre espéces d'Amérique centrale et méridionale, *M. concinna, matilei, unica* et *shannoni*. Comme l'a souligné Edwards (1934a) dès la description originale de son *M. nobilis* (= *matilei*), ce groupe est trés distinct de toutes les autres espéces américaines par sa coloration alaire. Elle comprend trois fortes taches brunes bien délimitées, dont l'apicale peut renfermer une ou deux fenêtres claires. J'ai suggéré que *M. shannoni*, dont la membrane alaire est dépourvue de macrotriches (A.4.3), était sans doute l'espèce-sœur des trois autres (Matile, 1982b) ; n'ayant pas examiné d'exemplaires de *M. matilei* et *unica*, je ne peux proposer d'autre hypothèse phylogénétique.

Genre *Paramacrocera* Edwards

Ce genre a été divisé en deux sous-genres, *Paramacrocera s. str.* et *Freemaniola*. Le premier comprend cinq espéces, dont l'espèce-type, *P. brevicornis*, néo-zélandaise, et quatre espèces australiennes encore inédites. Le second, néotropical, ne renferme que deux espéces, *P. anomala* et *P. lanei*. Seules les relations phylogénétiques entre espéces de *Paramacrocera s. str.* seraient donc á envisager. Toutefois les espéces australiennes devant être ultérieurement décrites par mon collégue D. Colless, il ne me semble pas possible d'anticiper sur ses conclusions. Je me bornerai á signaler ici que la monophylie du groupe australien est assurée en raison de la trés forte apomorphie de leurs genitalia mâles par rapport à l'espèce-type : les quatre espèces présentent en effet des gonostyles portant des lobes et processus divers, pourvus de soies modifiées, alors que *P. brevicornis* posséde un hypopyge de même type que *Macrocera*. Enfin, cette derniére espèce possède un caractére trés remarquable dans l'insertion des antennes, qui se fait bien en-dessous du niveau habituel chez les Keroplatidae ; il s'agit sans aucun doute d'une forte autapomorphie.

Genre *Kelneria* Matile

Ce genre fossile contient quatre espèces décrites, *K. abundare, ciliata, filiformis* et *setosa*, ainsi qu'au moins une espéce inédite (non décrite ici parce que la piéce qui la contient doit d'abord être retaillée et repolie). J'ai dû renvoyer les écbantillons des trois espèces de Meunier avant d'avoir pu procéder á une étude détaillée de leurs

Source : MNHN, Paris

caractéres ; l'analyse phylogénétique doit donc être remise á une révision ultérieure qui devra aussi prendre en compte le genre *Macrocera*, avec lequel sont certainement inclus, dans les collections, des échantillons de *Kelneria*. On notera seulement que *K. setosa* et *ciliata* forment sans doute un couple d'espéces-sœurs en raison de leur tergite IX mâle plus profondément échancré que chez les autres espéces (A.6.5 ; fig. 407, 409).

Monophylie des tribus

Le problème des tribus qui forment les Macrocerinae a déjà été brièvement abordé (Matile, 1984a), et je soulignais alors que les genres appartenant á cette sous-famille montraient des caractères systématiques importants qui permettaient trois groupements génériques contradictoires :

— Présence d'éperons allongés chez *Paramacrocera, Robsonomyia, Hesperodes* et *Kelneria*.
— Absence d'ocelles chez *Hesperodes, Vockerothia* et *Srilankana*.
— Présence d'une aire membraneuse occipito-frontale chez *Kelneria, Robsonomyia* et *Srilankana* (auxquels il convient maintenant d'ajouter *Micrepimera*, qui était alors inconnu).

On a vu dans cette publication, ainsi que lors de l'analyse des caractéres (A.3.3.3), que la longueur des éperons était probablement dans ce cas une symplésiomorphie, les deux autres caractéres représentant de fortes apomorphies. Ceci met naturellement en évidence un autre groupe fondé sur l'état apomorphe des éperons, courts chez tous les Macrocerinae sauf *Paramacrocera, Robsonomyia, Hesperodes* et *Kelneria*. J'ai cependant déjá souligné à quel point la réduction de la longueur des éperons était sujette au parallélisme chez les Keroplatidae. Un groupement générique établi sur cette base paraît peu vraisemblable en regard des deux autres possibilités, qui sont étayées par de très fortes apomorphies. Comme je l'ai déjà dit en 1984 et dans le présent travail, nous savons que la perte des ocelles s'est produite à plusieurs reprises chez les Mycetophiloidea, alors que la présence d'une aire membraneuse occipito-frontale est un cas unique dans la superfamille, et probablement dans tout l'ordre des Diptéres. Il est donc plus conforme au principe d'économie de donner la prédominance à ce dernier caractére et de tenir la disparition des ocelles comme une tendance évolutive s'étant exprimée á plusieurs reprises. C'est sur cette base que j'ai proposé ici de reconnaître deux tribus chez les Macrocerinae, les *Macrocerini* et les *Robsonomyiini*.

Les *Macrocerini* portent donc les quatre apomorphies suivantes (fig. 1182, **6-9**), dont trois déjà citées en 1984 :

* Suture médiopleurale sinueuse. *Suture médiopleurale proche de la verticale* (A.2.2.5).
* Métépisterne plus large que haut. *Métépisterne au moins aussi haut que large* (A.2.3).
* Peignes tibiaux antérieurs bien développés. *Peignes antérieurs rudimentaires* (A.3.3.4).

Il convient d'ajouter, comme je l'ai déjà dit, un état de caractére que j'avais interprété comme plésiomorphe, mais que je tiens maintenant pour apomorphe :

* Distiphallus entiérement membraneux. *Distiphallus au moins en partie sclérifié* (A.6.9.2.2).

En ce qui concerne les *Robsonomyiini*, je donnais en 1984 quatre synapomorphies en plus de l'aire membraneuse occipito-frontale. L'une de celles-ci était la sclérification du distiphallus, á éliminer maintenant puisque plésiomorphe. Par ailleurs une autre, la réduction de la cellule basale, n'existe pas chez *Micrepimera*, genre de *Robsonomyiini* qui m'était inconnu á l'époque. Ne demeurent de ces quatre états de caractére que le raccourcissement de la radiale antérieure et la perte des soies coxales postérieures. L'analyse des caractéres a révélé deux synapomorphies supplémentaires de cette tribu, l'allongement du médiotergite et l'affaiblissement des transverses tb et mcu (ces transverses sont partiellement effacées dans les trois genres actuels, seulement décolorées chez *Kelneria*). C'est donc finalement cinq autapomorphies qui permettent d'étayer l'hypothèse de monophylie des *Robsonomyiini* (fig. 1182, **1-5**) :

* Une aire membraneuse occipito-frontale. *Pas d'aire membraneuse occipito-frontale* (A.1.2).
* Médiotergite dépassant en arriére le scutel-

Source : MNHN, Paris

lum. *Médiotergite ne dépassant pas l'apex du scutellum* (A.2.2.3).

* Pas de soies coxales postérieures II-III. *Des soies coxales postérieures II-III* (A.3.1.3).

* R1 courte. *R1 longue* (A.4.5.6).

* tb et mcu affaiblies. *Transverses tb et mcu bien sclérifiées* (A.4.5.11).

Relations phylogénétiques au niveau générique

Tribu des Macrocerini (fig. 1181)

Groupe *Hesperodes-Vockerothia*

L'étude des genres composant les *Macrocerini* permet tout d'abord d'isoler deux d'entre eux, qui partagent un état fortement apomorphe de caractère, celui du développement du sclérite frontal (A.1.6) ; il s'agit d'*Hesperodes* et de *Vockerothia*. Ce sclérite est en forme de gros bourrelet transverse chez *Hesperodes* (fig. 329-330), et extraordinairement saillant chez *Vockerothia* (fig. 391-392). Tous les autres Keroplatidae ont le front plat ou au plus soulevé en deux calus latéraux plus ou moins saillant. Chez *Hesperodes*, ces calus sont agrandis et soulevés de sorte que l'ensemble représente un bourrelet saillant, à peine déprimé sur la ligne médiane par le sillon frontal. Il s'agit sans doute là d'une variante d'un morphocline ayant conduit à la structure si particulière de *Vockerothia*, chez lequel le bourrelet frontal a envahi la région occipitale, repoussant en arrière le sclérite cérébral. Ces structures frontales sont uniques non seulement chez les Keroplatidae, mais aussi chez les Mycetophiloidea. Il y a donc tout lieu de penser que *Vockerothia* et *Hesperodes* forment ensemble un couple de taxa-frères, d'autant que d'autres apomorphies viennent s'ajouter à la précédente.

Ainsi, leur suture médiopleurale est particulière par sa forte sinuosité (A.2.2.5). Chez *Hesperodes*, elle forme un angle rentrant, encochant le mésépimère sur la moitié de sa plus grande largeur, puis entamant le katépisterne (fig. 331). Il s'agit ici d'un caractère clinal, puisque chez *Vockerothia* (fig. 393), le mésépimère disparaît ventralement, la suture médiopleurale rejoignant perpendiculairement le latérotergite et réduisant profondément la partie dorsale du katépisterne (voir plus loin). Ce caractère est exclusif pour les Macrocerinae (la suture médiopleurale est fortement sinueuse chez le Keroplatinae *Nauarchia*). Ces genres ont aussi en commun la très petite taille de leurs pulvilles (A.3.4.5.1). Celles-ci sont en effet bien développées, au moins aussi longues que les griffes, chez tous les autres Macrocerinae (ce fait était d'ailleurs classiquement employé pour séparer les Macrocerinae des Keroplatinae). Il s'agit d'un morphocline qui va des pulvilles presque quadruples de la longueur des griffes chez le fossile crétacé *Schlueterimyia* à celles, doubles, du fossile oligocène *Kelneria*, et enfin aux pulvilles quasi invisibles d'*Hesperodes* (fig. 333). Enfin, ils partagent encore la perte des ocelles (A.1.4), caractère commenté plus haut, et dont il a été postulé qu'il était apparu à deux reprises chez les Macrocerinae, une fois chez les *Macrocerini* et une fois chez les *Robsonomyiini* (genre *Srilankana*).

En résumé, la monophylie du couple de genres-frères *Hesperodes-Vockerothia* semble assurée par une synapomorphie exclusive pour les Mycetophiloidea, deux exclusives pour les Macrocerinae et une pour les *Macrocerini* (fig. 1181, **1-4**) :

* Sclérite frontal très développé. *Sclérite frontal avec au plus deux calus* (A.1.6).

* Suture médiopleurale fortement sinueuse. *Suture médiopleurale peu sinueuse* (A.2.2.5).

* Pulvilles fortement réduites. *Pulvilles de grande taille* (A.3.4.5.1).

* Ocelles absents. *Ocelles présents* (A.1.4).

J'ai déjà dit que *Vockerothia* n'étant connu que par le sexe mâle, il n'est pas possible de savoir si les deux caractères portant sur les genitalia femelles (p. 482), considérés comme des autapomorphies du genre *Hesperodes*, ne sont pas en réalité communs aux deux genres.

La formation d'un couple de genres-frères *Hesperodes-Vockerothia* implique trois parallélismes. Le premier est la terminaison de la sous-costale bien avant la base du secteur radial (A.4.5.3) chez *Vockerothia*, caractère qui n'existe

Source : MNHN, Paris

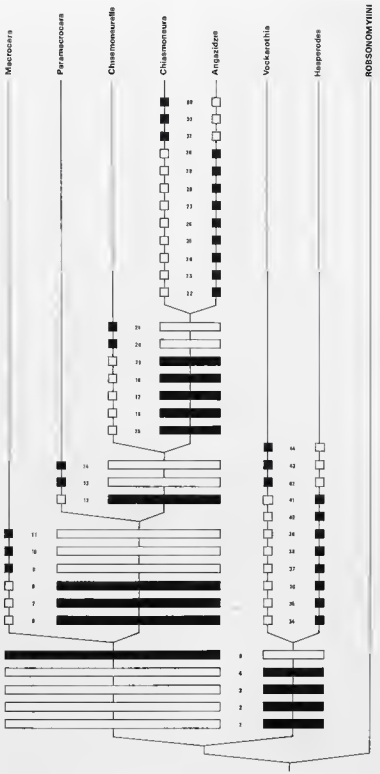


FIG. 1181. — Relations phylogénétiques entre les genres formant la tribu des *Macrocerini*. Explications dans le texte.

Source : MNHN, Paris

pas chez *Hesperodes*, où cette nervure atteint presque l'apex de la cellule basale. Cette réduction de la longueur de la sous-costale, on l'a vu lors de l'analyse des caractères, s'est produite à diverses reprises chez les Keroplatidae. Chez les Macrocerinae, elle existe, outre *Vockerothia*, chez *Angazidzia, Chiasmoneura, Chiasmoneurella* et les *Paramacrocera* du sous-genre nominatif. Le second est représenté par le fait que la costale ne dépasse pas l'embouchure de R5 (A.4.5.2) chez *Hesperodes*. Cette forte apomorphie n'est pas courante chez les Keroplatidae, et en particulier, chez les Macrocerinae, elle ne se présente que chez *Hesperodes* et une seule espèce de *Chiasmoneura* du sous-genre *Synesostyla, Ch. marcellae*. Ce caractère ne peut qu'être apparu à deux reprises dans la sous-famille, comme le prouvent les parentés étroites mises en évidence entre *Ch. marcellae* et les autres représentants du genre. Le dernier parallélisme concerne la présence de macrochètes tibiaux chez *Hesperodes*, caractère qu'il partage avec *Robsonomyia*. Cet état de caractère a été interprété comme plésiomorphe (A.3.3.2). Dans ces conditions, il faut postuler que la perte des macrochètes tibiaux s'est produite au moins à deux reprises chez les *Macrocerini* et au moins une fois chez les *Robsonomyiini*.

On notera à ce sujet que contrairement à *Robsonomyia*, le genre *Hesperodes*, déjà connu à l'état fossile de l'Oligocène, présente de fortes plésiomorphies : présence de macrochètes tibiaux, absence de véritables macrochètes thoraciques, allongement des éperons, position de R5, relativement peu costalisée (encore que cet état de caractère soit moins net chez l'espèce fossile, *H. concinnus*), longueur de la sous-costale, etc. La parenté phylogénétique entre ce genre et le genre *Vockerothia*, dont l'habitus diffère par ailleurs de façon spectaculaire, ne paraît pas très étroite ; ce groupe est probablement paraphylétique.

Groupe *Macrocera*+

Ce groupe est formé des cinq genres subsistants des *Macrocerini*, une fois le groupe *Hesperodes-Vockerothia* défini ; il s'agit donc de leur groupe-frère, formé d'*Angazidzia, Chiasmoneura, Chiasmoneurella, Macrocera* et *Paramacrocera*. Il n'est caractérisé que par une seule synapomorphie, la réduction ou l'absence de la base de la médiane (A.4.5.12 ; fig. 1181, **5**). Cette nervure est en effet dans un état fortement plésiomorphe chez *Hesperodes* et *Vockerothia*. On a vu que la base de la médiane était distincte chez certaines espèces de *Macrocera*, mais qu'elle n'était jamais aussi forte. Cette synapomorphie est toute relative, puisque cet état de caractère est particulièrement répandu chez les Keroplatinae. Il est permis de se demander si ce n'est pas en raison de la polyphylie du grand genre *Macrocera* que je n'ai pas découvert de synapomorphies plus satisfaisantes. On reviendra plus loin sur ce point.

Si l'on met *Macrocera* à part, les quatre genres restants, *Angazidzia, Chiasmoneura, Chiasmoneurella* et *Paramacrocera* sont par contre bien caractérisés par trois synapomorphies (fig. 1181, **6-8**), qui laissent présumer qu'il s'agit bien d'un groupe monophylétique :

* Mésépimère fortement rétréci sur au moins les deux tiers ventraux. *Mésépimère rétréci seulement à l'apex* (A.2.2.8).
* Sc2 absente. *Sc2 présente* (A.4.5.4).
* Nervure M4 plus ou moins effacée à la base. *M4 entière et bien sclérifiée* (A.4.5.14).

Le premier caractère est particulièrement net chez les quatre genres en cause, où la plus grande partie du mésépimère forme une mince bande verticale comme coincée entre katépisterne et latérotergite (fig. 258, 267, 325, 373). Les deux autres, portant sur Sc2 et M4, correspondant à des disparitions partielles ou complètes, et donc à des apomorphies, sont moins exclusifs. Sc2 est en effet absente non seulement chez tous les *Robsonomyiini* sauf *Kelneria*, mais aussi chez le *Macrocerini Vockerothia* ; le caractère n'est pas rare non plus chez les Keroplatinae. La disparition de Sc2 s'est certainement produite à de très nombreuses reprises chez les Keroplatidae, et il faut donc invoquer le parallélisme en ce qui concerne *Vockerothia* et ces quatre genres. Il en va de même pour l'effacement de la base de M4, qui s'est produit aussi chez les *Robsonomyiini*.

À l'intérieur du groupe formé par *Angazidzia, Chiasmoneura, Chiasmoneurella* et *Paramacrocera*, les deux premiers genres forment un couple dont la monophylie est indiquée par cinq synapomorphies (fig. 1181, **15-19**).

Source : MNHN, Paris

* Pas de soies scutellaires. *Au moins des scutellaires marginales* (A.2.2.2).

* Calus ocellaires effacés. *Calus ocellaires présents* (A.1.4).

* R4 absente. *R4 présente* (A.4.5.8).

* R5 se terminant bien avant l'apex de l'aile. *R5 se terminant à l'apex de l'aile* (A.4.5.9).

* Mâle : segment VIII enfoncé sous le VII. *Segment VIII largement libre à l'apex* (A.5.7).

La première synapomorphie, celle de la dénudation totale du scutellum, est exclusive non seulement pour les Macrocerinae, mais pour les Keroplatidae. La deuxième (calus ocellaires) est unique pour les Macrocerinae, si l'on fait exception, bien entendu, des genres ayant perdu leurs ocelles. R4 a disparu également chez deux genres de *Robsonomyiini, Micrepimera* et *Robsonomyia*. R5 se termine bien avant l'apex de l'aile chez tous les *Robsonomyiini* sauf *Kelneria*. On remarquera enfin qu'en ce qui concerne le segment VIII mâle, celui d'*Angazidzia* est entièrement dissimulé sous le VII, état unique dans la sous-famille, tandis que l'apex demeure visible chez *Chiasmoneura*, comme chez le *Robsonomyiini Micrepimera*.

Il faut sans doute ajouter à ces cinq synapomorphies l'allongement des antennes (A.1.9.3) : celles de l'unique mâle connu d'*Angazidzia* sont brisées, mais celles des femelles étant déjà aussi longues que le corps, il y a des chances pour que comme chez *Chiasmoneura* les antennes mâles soient encore plus longues. Cette hypothèse supposerait un parallélisme avec *Macrocera*, parallélisme imposé par le principe d'économie au vu des autres états apomorphes de caractères partagés par *Angazidzia* et *Chiasmoneura*. N'ayant pas de certitude sur ce point, ce caractère ne sera cependant pas pris en compte dans le cladogramme. L'hypothèse selon laquelle ces deux genres forment un groupe monophylétique implique notamment que le sillon du sclérite cérébral ait disparu à plusieurs reprises chez les Macrocerinae (A.1.2).

Je n'ai pas trouvé entre les deux genres restants, *Chiasmoneurella* et *Paramacrocera*, de synapomorphies significatives d'une relation de groupe-frère. Par contre, *Chiasmoneurella* et le groupe *Angazidzia-Chiasmoneura* montrent une synapomorphie présumée dans l'absence de soies acrosticales (A.2.2.1, **12**), caractère que j'ai interprété comme une régression. Ce phénomène ne se montre nulle part ailleurs chez les *Macrocerini* (sauf quelques espèces de *Macrocera*, le parallélisme ne faisant ici pas de doute ; il en va de même pour la perte des macrochètes de la membrane alaire chez certains *Macrocera* d'une part, et *Chiasmoneurella* d'autre part), mais ce caractère existe chez un *Robsonomyiini*, à savoir *Micrepimera*. *Chiasmoneurella* représente donc sans doute le groupe-frère des deux genres précédents, *Paramacrocera* étant à son tour le groupe-frère de l'ensemble formé par les genres *Angazidzia, Chiasmoneura* et *Chiasmoneurella*.

Le groupe-frère de ces quatre genres est bien entendu *Macrocera*. Je rappelle toutefois que ce genre devra certainement être révisé, la plupart de ses espèces étant insuffisamment décrites. Certaines d'entre elles, de plus, se distinguent par des caractères aberrants tels que l'absence de R4, les antennes plus ou moins modifiées, des structures génitales s'écartant fortement du plan de base (*cf.* la Partie systématique de ce travail, p. 164). Quelques espèces en ont déjà été extraites, telles que les trois *Macrocera* fossiles de MEUNIER, transférés à *Kelneria*, *M. quinquemaculata* Sasakawa à *Chiasmoneura* comme les deux espèces australiennes de TONNOIR et EDWARDS, *M. fenestrata* et *milligani*, enfin *M. insolita* Matile, pour lequel j'ai proposé le genre *Angazidzia*. Il est quasi certain qu'après révision, notamment de ses représentants tropicaux, le genre *Macrocera* tel qu'il est actuellement conçu se révélera polyphylétique. Son émendation devrait permettre une évaluation des relations de parenté entre *Macrocerini* plus précise que celle proposée sur le cladogramme de la figure 1181 [67].

TRIBU DES ROBSONOMYIINI (fig. 1182)

Trois des quatre genres qui forment cette tribu sont remarquables par le fait que le sclérite cérébral est séparé par une aire membraneuse non seulement du front, mais aussi, au moins partiellement, des yeux composés. Il s'agit de

67. COHER (1988) a proposé implicitement une tribu des *Chiasmoneurini*, renfermant *Chiasmoneura* (avec son synonyme *Laneocera*) et *Chiasmoneurella* ; pour qu'elle soit monophylétique, il faudrait y ajouter *Angazidzia* (*cf.* fig. 1181). Cette division, qui amènerait à reconnaître quatre tribus à la place de celle des *Macrocerini*, me paraît superflue.

Source : MNHN, Paris

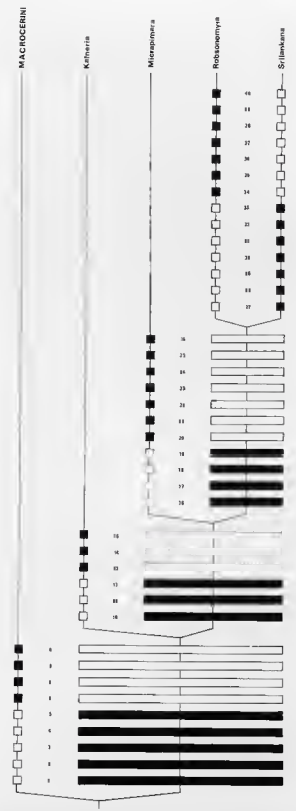


FIG. 1182. — Relations phylogénétiques entre les genres formant la tribu des *Robsonomyiini*. Explications dans le texte.

Micrepimera, *Robsonomyia* et *Srilankana*. La zone de séparation est large et courte chez *Micrepimera* (fig. 412-413) et *Srilankana* (fig. 427), tandis qu'elle est longue et étroite chez *Robsonomyia* (fig. 420). Cette structure ne peut être qu'un état encore plus évolué du morphocline d'individualisation du sclérite cérébral (A.1.2 ; **10**) et donc une forte apomorphie laissant présumer que ces trois genres forment ensemble un groupe monophylétique (groupe *Micrepimera*$^+$) frère du genre de l'ambre de la Baltique, *Kelneria*. Ces trois genres partagent encore trois apomorphes **(10-12)** :

* Angle anal ouvert à plus de 90°. *Angle anal ouvert à 90°* (A.4.1).

* Transverses basale et médiocubitale effacées. *Transverses au plus affaiblies* (A.4.5.11).

* R1, R4+5 et R5 sans macrochètes ventraux. *R1, R4+5 et R5 ciliées ventralement* (A.4.5.20).

Les deux derniers caractères sont uniques et exclusifs pour les Macrocerinae, le premier est unique pour les *Robsonomyiini* : il se présente aussi chez les *Macrocerini Paramacrocera* et *Vockerothia*. La monophylie du groupe *Micrepimera*$^+$ fait donc peu de doute ; cependant *Robsonomyia* et *Kelneria* ont en commun la perte des macrochètes antennaires (A.1.9.3), et l'hypothèse émise ici suppose le parallélisme pour ce caractère.

À l'intérieur de ce groupe de parenté, *Robsonomyia* et *Micrepimera* partagent la perte de la nervure R4 (A.4.5.8), tandis que *Micrepimera* et *Srilankana* ont en commun l'allongement des flagellomères antennaires (A.1.9.3) ainsi que deux tendances évolutives : la disparition (*Micrepimera*) ou l'effacement (*Srilankana*) de la partie ventrale du mésépimère, et la tendance à l'alignement des microchètes tibiaux, pleinement réalisée chez *Srilankana*, ne prenant la forme que d'une rangée aux tibias postérieurs chez *Micrepimera*.

D'un autre côté, *Robsonomyia* et *Srilankana* partagent quatre apomorphies **(16-19)** :

* Face réduite à une bandelette transverse. *Face haute* (A.1.7).

* Palpomères monoliformes. *Palpomères plus longs que larges* (A.1.10).

* Mâle : tergite IX plus long que large. *Tergite IX transverse* (A.6.5).

* Mâle : pont périgonostylaire étroit. *Pont périgonostylaire large* (A.6.7.1).

Source : MNHN, Paris

Les deux apomorphies portant sur les genitalia mâles sont uniques pour les *Robsonomyiini*. *Robsonomyia* et *Srilankana* ont aussi en commun une tendance à la réduction de la sous-costale (A.4.5.3), qui se manifeste chez eux de deux manières rares chez les Keroplatidae, sa capture par la radiale chez *Robsonomyia* et son effacement apical chez *Srilankana*. L'importance relative des caractères génitaux comme le principe d'économie me conduisent à trancher en faveur d'une relation de groupe-frère entre *Robsonomyia* et *Srilankana*, bien qu'un groupe rassemblant les deux genres orientaux, *Srilankana* et *Micrepimera* soit plus satisfaisant sur le plan biogéographique.

On considérera donc les *Robsonomyiini* comme formés d'un couple de genres-frères, *Robsonomyia* et *Srilankana*, dont à son tour *Micrepimera* est le groupe-frère, *Kelneria* étant le genre-frère plésiomorphe de l'ensemble. Ce dernier, outre les caractères exclusifs déjà mentionnés, possède une apomorphie unique chez les *Robsonomyiini*, l'absence de soies acrosticales ; cette perte, on l'a vu, s'est déjà produite chez les *Macrocerini* des genres *Chiasmoneura* et *Angazidzia*. Cette hypothèse de phylogénie est résumée par le cladogramme de la figure 1182.

SOUS-FAMILLE DES KEROPLATINAE (*KEROPLATINI*) [68]

Monophylie des genres et des sous-genres

En dehors de quelques-uns, les genres de la tribu des *Keroplatini* forment un groupe de parenté nettement plus étroit que ceux composant les Macrocerinae, et où le parallélisme semble avoir joué à plein (voir les matrices de caractères), ce qui explique que beaucoup d'entre eux soient demeurés longtemps au niveau sous-générique, dans un grand genre *Keroplatus*. Plusieurs sont typiquement polythétiques, leurs autapomorphies étant faibles, ou même absentes, comme on le verra plus loin. Dans le désir de bouleverser le moins possible la classification, j'ai adopté ici une position intermédiaire entre le rassemblement et la pulvérisation. Ceci ne change rien aux relations phylogénétiques supposées exister entre les différents groupes nommés, mais porte naturellement sur la hiérarchie des taxa en cause. Je proposerai donc à la fin de ce travail (p. 537) deux classifications alternatives à celle, relativement conservatrice, adoptée ici.

Genre *Cerotelion* Rondani

Ce genre est caractérisé par deux apomorphies uniques et exclusives pour les *Keroplatini* :

* Effacement, sur une distance notable, de la suture médiopleurale. *Suture médiopleurale entière* (A.2.2.5).

* Grand allongement des éperons internes II-III, qui atteignent quatre fois la largeur apicale des tibias correspondants. *Éperons internes environ doubles de la largeur des tibias* (A.3.3.3).

Genre *Ctenoceridion* Matile

Bien qu'il soit bien défini par plusieurs combinaisons de caractères (voir p. 536, **74-76**), ce genre ne montre qu'une seule autapomorphie, portant sur les genitalia mâles : la marge basale du tergite IX renforcée en arceau très distinct et prolongée de chaque côté par un long processus recourbé (*Marge basale du tergite IX simple* ; A.6.5, **73**).

Sous-genre *Ctenoceridion s. str.*

Ce sous-genre porte quatre apomorphies dont aucune n'est unique pour les *Keroplatini* :

* Présence sur le flagelle antennaire mâle de macrochètes ventraux spiniformes. *Flagelle sans macrochètes modifiés* (A.1.9.3).

68. Comme précédemment, l'état plésiomorphe des caractères est indiqué en italique ; les chiffres en gras renvoient aux divers cladogrammes.

Source : MNHN, Paris

* Membranisation quasi totale de la face. *Face entièrement sclérifiée* (A.1.7).

* Fort raccourcissement du protarse III, qui ne dépasse pas la moitié de la longueur du tibia correspondant. *Protarse III à peu près aussi long que le tibia* (A.3.4.2).

* Fissuration dorsoventrale des gonostyles. *Gonostyles non fissurés* (A.6.8.4).

Le premier état de caractère existe aussi chez *Tolletia*, le deuxième chez les *Platyroptilon* néotropicaux, et les deux derniers chez certains *Heteropterna*.

Sous-genre *Gymnoceridion* Matile & Duret

Par rapport au sous-genre nominatif, *Gymnoceridion* présente toute une série d'apomorphies, mais dont aucune, là encore, n'est exclusive pour les *Keroplatini* :

* Face étroite. *Face large* (A.1.7).

* Prosternum dénudé. *Prosternum cilié* (A.2.1.4).

* Scutellum dépourvu de soies discales. *Scutellum avec des soies discales* (A.2.2.2).

* Médiotergite saillant en arrière du scutellum. *Médiotergite non saillant* (A.2.2.3).

* Tibia III brusquement épaissi. *Tibia III au plus régulièrement épaissi* (A.3.3.6).

* Ailes plus vivement colorées à la marge antérieure. *Ailes hyalines ou à coloration diffuse* (A.4.2).

* Tergite IX du mâle beaucoup plus développé. *Tergite IX étroit* (A.6.5).

Genre *Duretina* n. gen.

Ce genre, démembré de *Platyroptilon*, possède trois apomorphies uniques chez les *Keroplatini* :

* Grand développement ventral des yeux. *Yeux dépassant à peine le bord ventral de la tête* (A.1.5).

* Convergence des nervures M1 et M2 à l'apex de l'aile. *M1 et M2 parallèles à l'apex* (A.4.5.13).

* Paramères dorsaux du mâle non réunis en pont postérieur, libres à l'apex. *Paramères dorsaux réunis à l'apex* (A.6.9.2.5).

Genre *Euceroplatus* Edwards

Très plésiomorphe, *Euceroplatus* ne montre qu'une seule autapomorphie unique pour la tribu, portant sur la transverse basale, et une autre, sur le prosternum, partagée par deux autres genres par ailleurs très fortement apomorphes, *Nauarchia* et *Xenokeroplatus*, et par les *Ctenoceridion* du sous-genre *Gymnoceridion* (fig. 1204, **46-47**) :

* Prosternum dénudé. *Prosternum cilié* (A.2.1.4).

* Transverse basale réduite. *Transverse basale longue* (A.4.5.11).

Genre *Heteropterna* Skuse

Plus encore que le précédent, ce genre est polythétique, et ne peut être défini que par des plésiomorphies et des apomorphies non exclusives. Divisé en deux sous-genres, *Heteropterna s. str.* et *Scrobicula*, il est probable qu'il faudra à l'avenir élever ce dernier au rang générique. La seule synapomorphie relevée, en effet, entre les deux taxa, est représentée par le fait que la larve tisse pour son cocon une toile de protection (B.3 ; fig. 1204, **78**) ; or nous ne connaissons les larves que d'une espèce de chaque sous-genre, et rien ne garantit que celles d'autres genres, encore inconnues, n'ont pas le même comportement. L'apomorphie des soies fémorales ventrales longues signalée figure 1204 (**77**) n'est valable que par rapport à son genre-frère, *Ctenoceridion*.

Sous-genre *Heteropterna s. str.*

Ce sous-genre porte une apomorphie unique pour les *Keroplatini*, celle de la réduction de la hauteur des hanches, avec notamment les postérieures, qui ne dépassent pas la moitié de la hauteur du médiotergite et du scutellum ensemble (*hanches aussi longues que le médiotergite plus le scutellum* ; A.3.1.1).

Sous-genre *Scrobicula* Matile

Scrobicula est particulièrement distinct par le tubercule gonocoxal du mâle, qui porte des

Source : MNHN, Paris

rangées cténiformes de spinules bien développées (*tubercule gonocoxal sans soies modifiées* ; A.6.7.2.3). Cet état de caractère est á ma connaissance unique chez les Keroplatidae. S'y ajoutent les processus basaux, courts et larges, du tergite IX (*tergite IX simple* ; A.6.5), que l'on ne rencontre nulle part ailleurs chez les *Keroplatini*.

Genre *HIKANOPTILON* n. gen.

Ce genre, une fois encore, est surtout caractérisé par quelques plésiomorphies et combinaisons de caractères, et ne possède qu'une seule apomorphie, mais unique pour la tribu, la longueur des griffes, qui atteignent presque celle du dernier tarsomère (*griffes courtes* ; A.3.4.5.2 ; fig. 1204, **26**). Une autre apomorphie porte sur le mode de membranisation de la face, qui se fait par les bords latéraux (*face entièrement sclérifiée* ; A.1.7 ; **27**) ; il s'agit cependant ici d'une apomorphie relative, puisque d'autres *Keroplatini* ont la face membranisée, mais selon d'autres modalités. Il possède deux autres états apomorphes non exclusifs (voir p. 534 ; **28-29**). Rappelons que les genitalia mâles d'*Hikanoptilon* sont inconnus ; sans doute portent-ils quelque autapomorphie.

Genre *KEROPLATUS* Bosc

La monophylie du genre de Keroplatidae le plus anciennement reconnu est solidement étayée par quatre autapomorphies exclusives pour la tribu á laquelle il appartient :

* Base des balanciers largement recouverte par la partie ventrale, saillante, des latérotergites. *Base des balanciers non recouverte par les latérotergites* (A.2.2.4).

* Hanches presque entièrement pubescentes. *Hanches á macrochètes dispersés* (A.3.1.3).

* Costale dépassant á peine l'embouchure de R5. *Costale dépassant largement R5* (A.4.5.2).

* Fort raccourcissement de R5. *Apex de R5 proche de celui de l'aile* (A.4.5.9).

Remarque. — À ces apomorphies s'ajoutent sans doute, chez les larves, les mandibules crénelées, avec une prostheca réduite, et les lobes labraux latéraux réduits ou absents, caractéres qui n'existent pas chez les quelques autres genres de Keroplatidae dont les larves sont connues.

Genre *MALLOCHINUS* Edwards

Trois apomorphies uniques dans la tribu des *Keroplatini* définissent le genre *Mallochinus* :

* Ocelles latéraux contigus á la marge oculaire. *Ocelles proches du sommet de la tête* (A.1.4).

* Mésépímère très fortement rétréci, le katépisterne et le latérotergite se touchant ventralement. *Mésépimére séparant ventralement le katépisterne du latérotergite* (A.2.2.8).

* Présence d'une aire membraneuse gonocoxale ventrale très large, coupant pratiquement le synsclérite en deux. *Synsclérite entiérement sclérifié ventralement* (A.6.7.2.1).

Remarque. — Le deuxième état de caractère, encore plus prononcé, existe chez *Nauarchia*, chez lequel la partie ventrale du mésépimére a entiérement disparu. Les genitalia mâles des deux genres diffèrent si profondément que le parallélisme n'a pu qu'intervenir dans ce cas.

Genre *NAUARCHIA* n. gen.

La monophylie de ce genre est particuliérement bien étayée par de nombreuses apomorphies uniques au sein des *Keroplatini* :

* Face complétement séparée en deux. *Face entiérement sclérifiée* (A.1.7).

* Labre élargi en un volumineux lobe membraneux. *Labre non élargi* (A.1.11).

* Disparition de la partie ventrale du mésépimére, avec la marge postérieure du katépisterne formant un angle rentrant. *Mésépimère atteignant la marge pleurale ventrale, katépisterne sans angle rentrant* (A.2.2.8).

* Régression du peigne tibial postérieur III. *Peigne tibial postérieur bien développé* (A.3.3.5).

* Réduction de la longueur de la sous-costale, qui ne dépasse qu'á peine la base de Rs. *Apex de la sous-costale proche du milieu de l'aile* (A.4.5.3).

* Mâle : pas de paraméres dorsaux. *Paraméres dorsaux présents* (A.6.9.2.5).

* Mâle : paraméres ventraux longuement prolongés dans le segment prégénital mâle. *Paraméres ventraux ne dépassant pas dans la cavité abdominale* (A.6.9.2.6).

Source : MNHN, Paris

Genre *Neoceroplatus* Edwards

Neoceroplatus est remarquable par deux apomorphies uniques dans la famille des Keroplatidae :

* Allongement du dernier palpomère, dressé et non pendant, et devenant aussi long que la face et le clypéus ensemble, exceptionnellement un peu plus court. *Palpomère ne dépassant pas, au plus, la moitié de la longueur face + clypéus* (A.1.10).

* Transversalisation presque totale de la base de la radiale. *Base de la radiale oblique* (A.4.5.5).

Genre *Paracerotelion* Matile

Ce genre ne porte qu'une apomorphie unique pour sa tribu, celle du fort raccourcissement du pétiole de la fourche médiane (*pétiole de la fourche médiane long* ; A.4.5.13). On peut cependant ajouter à cet état de caractère le mode de membranisation de la face, qui s'accomplit par le bord ventral (*face entièrement sclérifiée* ; A.1.7 ; même remarque que pour *Hikanoptilon*). Enfin, parmi les *Keroplatini* à dents gonostylaires apicales, il est le seul à avoir ces dents fortement réduites (*dents gonostylaires bien développées* ; A.6.8.7).

Genre *Placoceratias* Enderlein

Placoceratias montre trois apomorphies uniques pour les *Keroplatini*, qui sont également exclusives pour toute la famille :

* Position de l'angle postérieur du proépimère bien au-dessus de la suture anapleurale. *Angle postérieur du proépimère au-dessous de la suture anapleurale* (A.2.1.2 ; fig. 1204, **31**).

* Mâle : des cryptes dorsales gonostylaires. *Gonostyles simples* (A.6.8.6 ; **33**).

* Mâle : moitié apicale des apodèmes gonocoxaux élargie en triangle et portant des macrochètes et des digitations spinuleuses. *Apodèmes gonocoxaux simples et dénudés* (A.6.9.1 ; **34**).

Remarque. — La monophylie de ce genre paraît très bien étayée, d'autant qu'à ces autapomorphies s'ajoute celle de la forte réduction des paramères dorsaux mâles (A.6.9.2.5 ; **32**), mais on a vu que ces apodèmes avaient complètement disparu chez *Nauarchia*.

Genre *Platyroptilon* Westwood

Comme *Euceroplatus*, et malgré ses antennes pectinées, ce genre, même une fois émendé, est surtout caractérisé par des plésiomorphies et des combinaisons d'apomorphies non exclusives. Il porte cependant une autapomorphie, celle de l'apodème éjaculateur, qui se trouve libre dans la cavité hypopygiale (*apodème relié au phallosome* ; A.6.9.2.4). On peut y ajouter le rétrécissement brutal de l'apex des gonostyles, qui est nettement plus prononcé que chez *Setostylus* et *Euceroplatus* (*apex des gonostyles régulièrement rétréci* ; A.6.8.5).

Genre *Rocetelion* Matile

Bien que *Rocetelion* diffère par de nombreux caractères de *Cerotelion*, dont les espèces qui le composent ont été démembrées, ce genre ne montre que deux apomorphies exclusives, portant toutes deux sur les peignes tibiaux :

* Réduction des peignes postérieurs II-III. *Peignes postérieurs bien développés* (A.3.3.5).

* Pas de peignes antérieurs II-III. *Peignes antérieurs présents* (d°).

Genre *Setostylus* n. gen.

Il s'agit encore ici d'un genre surtout caractérisé par des combinaisons d'apomorphies non exclusives, et la seule autapomorphie relevée est celle de la réduction, à la fois en largeur et en hauteur, du mésépimère (*mésépimère plus large et plus long* ; A.2.2.8).

Genre *Tergostylus* Matile

À l'inverse du précédent, ce genre porte plusieurs apomorphies uniques et exclusives pour les *Keroplatini* (fig. 1204, **67-70, 72**) :

* Développement des palpes femelles par rapport aux mâles. *Palpes mâles et femelles semblables* (A.1.10).

Source : MNHN, Paris

* Mâle : des aires spinuleuses gonocoxales dorsales ou latérodorsales. *Face dorsale du synsclérite sans soies modifiées* (A.6.7.1).

* Mâle : apodèmes gonocoxaux élargis en lames et formant un processus médian. *Apodèmes gonocoxaux simples* (A.6.9.1).

* Mâle : des cavités distales sur l'édéage. *Édéage sans cavités dorsales* (A.6.9.2.9).

* Femelle : valves hypogyniales très bien développées. *Valves hypogyniales petites* (A.7.2).

Remarques. — On notera qu'*Euceroplatus* et *Heteropterna* montrent une légère tendance au dimorphisme sexuel des palpes, tandis que les cavités de l'édéage et le développement des valves hypogyniales sont uniques pour les Keroplatidae. On peut ajouter aux autapomorphies de *Tergostylus* l'hypoprocte mâle entièrement membraneux (A.6.3 ; **71**), état de caractère probablement apparu parallèlement chez *Nawarchia* (*cf.* p. 536).

Genre *Tolletia* Matile

Tolletia porte trois apomorphies dont la première est unique pour les Keroplatidae et les deux autres pour les *Keroplatini* (fig. 1204) :

* Forte réduction et extrême basalisation des transverses tb et mcu. *Transverses grandes et distales* (A.4.5.11 ; **4**).

* Mâle : hypoprocte prolongé en pointe. *Hypoprocte en plaque simple* (A.6.3 ; **5**).

* Mâle : gonostyles avec une paire de fortes dents médianes. *Dents gonostylaires en position apicale* (A.6.8.7 ; **6**).

Tolletia présente aussi de nombreuses apomorphies uniques pour son groupe de parenté (*cf.* p. 533 ; caractères **7-13**).

Genre *Xenokeroplatus* n. gen.

Ce genre est sans conteste le plus fortement apomorphe de la tribu des *Keroplatini*, et sa monophylie est appuyée par de nombreuses autapomorphies (fig. 1204, **51-64**) :

* Forte réduction médiane du prothorax. *Prothorax large au milieu* (A.2.1.1).

* Bandes dénudées fémorales très larges. *Bandes fémorales absentes ou étroites* (A.3.2).

* Pas de macrochètes tibiaux II. *Des macrochètes tibiaux II* (A.3.3.2).

* Éperons internes II réduits. *Éperons internes II aussi longs que la largeur apicale du tibia* (A.3.3.3).

* Pas de peignes I ni d'inter-éperons II. *Un jeu complet de peignes* (A.3.3.5).

* Protarses extrêmement allongés. *Protarses plus courts* (A.3.4.1).

* Pas de macrochètes tarsaux ventraux. *Des macrochètes tarsaux ventraux* (A.3.4.4).

* R1 très courte. *R1 se terminant vers les 2/3 de l'aile* (A.4.5.6).

* Pétiole et base de la fourche médiane effacés. *Pétiole et base de la fourche médiane sclérifiés* (A.4.5.13).

* A1 fortement réduite. *A1 prolongée jusqu'à la marge* (A.4.5.17).

* Rs dénudée dorsalement. *Rs ciliée dorsalement* (A.4.5.20).

* Cu2 rudimentaire. *Cu2 longue* (A.4.5.16).

* Mâle : gonostyles avec des aires spinuleuses très bien délimitées. *Gonostyles sans soies modifiées* (A.6.8.8).

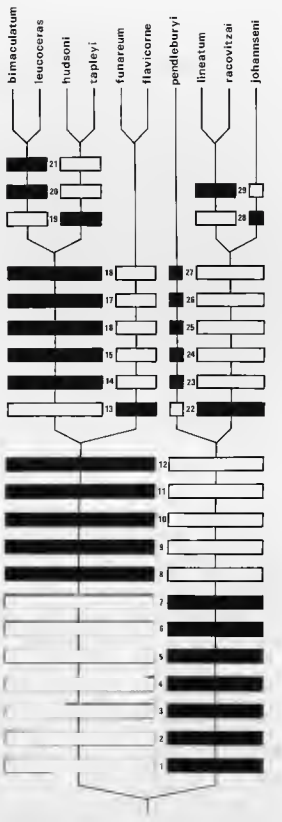
* Mâle : gonostyles très proches de la ligne médiane. *Gonostyles éloignés de la ligne médiane* (A.6.8.9).

Relations phylogénétiques au niveau spécifique

Genre *Cerotelion* Rondani

Une première hypothèse de phylogénie de ce genre a été donnée par Matile & Goujet (1981). Dans ce travail, les différentes espèces de *Cerotelion* étaient divisées en deux groupes monophylétiques, le premier comprenant les espèces holarctiques, le second formé de deux groupes-frères, les espèces chiliennes d'une part et les espèces néo-zélandaises d'autre part. L'émendation du genre, dont sont exclus *C. humerale*, placé dans le nouveau genre *Rocetelion*, et l'espèce douteuse

Source : MNHN, Paris



C. apicalis, la découverte dans la région orientale de *C. pendleburyi*, ainsi que la mise en évidence de nouveaux caractères, amènent évidemment à remettre en question l'hypothèse de 1981. Ses grandes lignes demeurent cependant valides, puisque l'on reconnaît aisément au sein des *Cerotelion* trois groupes monophylétiques formés respectivement par les trois espèces holarctiques et l'espèce malaise (groupe *pendleburyi*$^+$), les deux espèces chiliennes (groupe *funereum*$^+$) et les quatre espèces néo-zélandaises examinées (groupe *bimaculatum*$^+$)[69]. La nouvelle hypothèse est illustrée par le cladogramme de la figure 1183 (voir aussi fig. 1233).

Le groupe *pendleburyi*$^+$ se distingue par sept synapomorphies portant sur la nervation alaire et surtout les genitalia mâles (**1-7**) :

* R4 courte. *R4 plus longue* (A.4.5.8).

* Mâle : hypoprocte encoché à l'apex. *Hypoprocte en plaque simple* (A.6.3).

* Mâle : cerques aplatis et disposés dans le plan latéral. *Cerques non aplatis et disposés dans le plan dorsoventral* (A.6.4).

* Mâle : apex du tergite IX excavé pour le logement des cerques. *Apex du tergite IX rectiligne* (A.6.5).

* Mâle : édéage n'occupant au plus qu'un peu plus de la cavité hypopygiale. *Édéage plus long que la cavité hypopygiale* (A.6.9.2.1).

* Mâle : distiphallus membraneux. *Distiphallus sclérifié* (A.6.9.2.2).

* Mâle : paramères dorsaux formant à leur réunion des lobes apicaux pointus, de taille variable. *Paramères simples* (A.6.9.2.5).

L'encochement apical du tergite IX est assez courant chez les *Keroplatini*, où il est parfois beaucoup plus prononcé (*Ctenoceridion* du sous-genre *Gymnoceridion*, *Neoceroplatus*, *Placoceratias*, certains *Keroplatus*), mais les autres caractères y sont uniques. On notera que la base de ce tergite est également excavée, apomorphie qui se présente aussi chez certaines espèces du groupe *bimaculatum*$^+$ (voir plus loin).

Le groupe *pendleburyi*$^+$ est composé de *C. pendleburyi* (Malaisie), *C. lineatum* et *racovitzai* (paléarctiques) et de *C. johannseni* (néarctique).

FIG. 1183. — Relations phylogénétiques entre les espèces formant le genre *Cerotelion*. Explications dans le texte.

69. Rappelons que trois espèces de cette région n'ont pu être examinées, *C. dendyi*, *niger* et *vitripennis*.

Source : MNHN, Paris

C. pendleburyi s'y singularise par de nombreuses apomorphies (**23-27**) :

* Hanches II presque entièrement dénudées à la face externe. *Hanches II avec de nombreuses soies externes* (A.3.1.3).

* Pétiole de la fourche médiane long. *Pétiole de la fourche médiane court* (A.4.5.13).

* Anale interrompue avant la marge. *Anale entière* (A.4.5.17).

* Mâle : tubes gonocoxaux courts. *Tubes gonocoxaux longs* (A.6.7.1).

* Mâle : édéage avec deux lobes auriculaires. *Édéage simple* (A.6.9.2.9).

Tous ces caractères sont uniques dans le genre *Cerotelion*, le dernier étant, de plus, exclusif pour la tribu des *Keroplatini*.

Les trois espèces restantes du groupe *pendleburyi*+ sont moins aisément définies, et par conséquent probablement plus étroitement alliées. Elles se distinguent de tous les autres représentants du genre par la disposition régulière des microchètes apicaux des tibias II-III (*microchètes irrégulièrement disposés* ; A.3.3.1 ; **22**). Seul le fait que, chez *C. lineatum* et *racovitzai*, le médiotergite soit légèrement allongé en arrière du scutellum (*médiotergite ne dépassant pas le scutellum* ; A.2.2.3 ; **29**), indique que ces deux espèces sont probablement plus étroitement alliées entre elles qu'à *C. johannseni*. Cette dernière espèce se distingue des deux autres par l'agrandissement considérable des pointes apicales formées par les paramères dorsaux (*pointes des paramères dorsaux petites* ; A.6.9.2.5 ; **28**).

Le groupe *funereum*+, formé par les deux espèces néotropicales de la sous-région chilienne, est remarquable à première vue par une forte plésiomorpbie, la persistance de la transverse Sc2 (A.4.5.4), qui est bien distincte et proche du milieu de la sous-costale, mais sa monophylie est étayée par une synapomorphie non moins forte, puisqu'unique chez les Keroplatidae, l'allongement de la bifurcation de l'hypoprocte (*hypoprocte en plaque simple* ; A.6.3 ; **13**), qui porte en outre, chez *C. flavicorne*, des soies modifiées en spinules.

Enfin, les espèces néo-zélandaises sont réunies par quatre synapomorphies portant sur les genitalia mâles (**14-17**) :

* Hypoprocte élargi dorsoventralement. *Hypoprocte non élargi* (A.6.3).

* Gonocoxopodites avec un groupe de soies dressées et serrées à la marge interne de la face ventrale. *Soies gonocoxales non dressées et uniformément réparties* (A.6.7.3).

* Paramères ventraux prolongés jusqu'à la marge basale du synsclérite gonocoxal. *Paramères ventraux courts* (A.6.9.2.6).

* Une paire de cornes latéro-apicales prolongeant les paramères dorsaux. *Paramères dorsaux simples* (A.6.9.2.5).

On peut y ajouter la courbure des gonostyles (**18** ; non envisagée au niveau de l'analyse des caractères), inhabituelle lorsque ceux-ci sont, comme c'est le cas chez *Cerotelion*, de type relativement plésiomorphe.

Chez ce groupe, la formation d'un couple *C. bimaculatum-leucoceras* s'impose en raison de la coloration des antennes, dont les flagellomères médians et apicaux tranchent par leur couleur jaune-orangé sur le reste du flagelle (*flagelle unicolore* ; A.1.9.3 ; **20**) ; ce caractère est surtout fortement marqué chez *C. leucoceras*. Ces deux espèces sont également réunies par la présence très inhabituelle d'un sclérite supplémentaire, allongé, entre les cerques mâles (**21** ; fig. 482, 485) ; il s'agit probablement d'une sclérification secondaire de la membrane, la persistance d'un épiprocte (comme on l'a supposé chez *Arachnocampa* ; *cf.* A.6.1) paraissant peu vraisemblable dans le groupe des *Keroplatini*. Enfin, *C. bimaculatum* et *leucoceras* ont tous deux la base du tergite IX excavée, comme dans le groupe *lineatum* : il s'agit sans doute là d'une apomorphie apparue indépendamment dans les deux groupes ; le caractère est nettement plus prononcé chez *C. bimaculatum* (comparer fig. 482 et 485) et n'a pas été inclus dans le cladogramme.

C. hudsoni et *tapleyi* forment sans doute un groupe monophylétique en raison du fort raccourcissement de la sous-costale (*sous-costale longue* ; A.4.5.3 ; **19**), qui se termine chez ces espèces avant l'apex de la cellule basale. C'est probablement dans ce groupe que se situent les trois espèces néo-zélandaises que je n'ai pu examiner, mais dont les descriptions originales n'auraient pas manqué de mentionner un caractère aussi frappant que les antennes bicolores.

Le dernier problème posé par les *Cerotelion* est de savoir quels sont les rapports de parenté entre les groupes *pendleburyi*+, *funereum*+ et *bimaculatum*+. Principalement en raison des caractères

Source : MNHN, Paris

portés par les genitalia mâles, MATILE & GOUJET (1981) avaient pris comme hypothèse que le groupe chilien était plus étroitement apparenté au groupe néo-zélandais qu'au groupe holarctique. Sans rien changer à cette hypothèse, l'analyse ultérieure des caractères a mis en évidence que certaines apomorphies génitales présumées représentaient en fait des symplésiomorphies, tandis que quelques apomorphies non génitales étaient mises en évidence. En effet, ces deux groupes ont en commun les cinq apomorphies suivantes **(8-12)** :

* Ocelles externes très proches de la marge oculaire. *Ocelles externes proches du sommet de la tête* (A.1.4).
* Dernier flagellomère antennaire raccourci et apiculé. *Dernier flagellomère long, sans apicule* (A.1.9).
* R1 courte. *R1 proche des 2/3 de l'aile* (A.4.5.6).
* Mâle : apodème éjaculateur fortement sclérifié. *Apodème éjaculateur faiblement sclérifié* (A.6.9.2.4).
* Mâle : lame reliant les paramères dorsaux et ventraux fortement sclérifiée. *Pas de lame, ou alors faiblement sclérifiée* (A.6.9.2.7).

Une apomorphie va à l'encontre de cette hypothèse en suggérant que le groupe chilien est plus étroitement apparenté au groupe *pendleburyi*+. Il s'agit de l'allongement du protarse I (A.3.4.1), mais celui-ci est relativement négligeable, puisque ce tarsomère ne dépasse pas 1,2 fois la longueur des tibias dans le plus net des cas, celui de *C. funereum*, alors que le protarse atteint 0,8 fois la longueur du tibia chez *C. hudsoni* et *tapleyi*. Une autre, au contraire, indique un rapport de proche parenté entre le groupe *pendleburyi*+ et le groupe *bimaculatum*+ : la disparition de Sc2 dans ces deux groupes (A.4.5.4). On sait cependant que cette transverse disparaît chez bien d'autres *Keroplatini*, et que sa présence est variable dans certains genres. Ces deux apomorphies ne font pas le poids devant celles, plus nombreuses, et souvent plus fortes, relevées ci-dessus. Le parallélisme est donc supposé en ce qui les concerne, ainsi que pour d'autres caractères de moindre signification (voir matrice des caractères en annexe). La présente hypothèse est peu différente de celle exprimée en 1981 ; on n'oubliera pas qu'elle ne tient pas compte de trois des espèces néo-zélandaises ; l'examen de celles-ci permettra d'en tester la validité.

GENRE *EUCEROPLATUS* EDWARDS

L'hypothèse de phylogénie présentée ici différera quelque peu de l'analyse présentée dans ma thèse : il convient en effet d'ajouter aux espèces de ce genre *E. officiosus*, qui m'était alors inconnu, tandis que la recherche de caractères supplémentaires permettant de le placer m'a permis de reconnaître quelques synapomorphies nouvelles. L'examen des neuf espèces que comprend ce genre une fois émendé permet aisément de mettre trois groupes en évidence, dont chacun est caractérisé par au moins trois synapomorphies (fig. 1184 ; voir aussi fig. 1244).

Le couple formé par *E. notaticoxa* et *E. cantrelli* est établi sur trois synapomorphies **(5-7)** :

* Fusion radiomédiane double du pétiole de la fourche médiane. *Fusion radiomédiane au plus un peu plus longue que le pétiole* (A.4.5.10).
* Mâle : pas de pont périgonostylaire. *Au moins un mince pont gonostylaire* (A.6.7.1).
* Mâle : forte sclérification non seulement du distiphallus, mais aussi du basiphallus. *Phallosome en grande partie membraneux* (A.6.9.2.3).

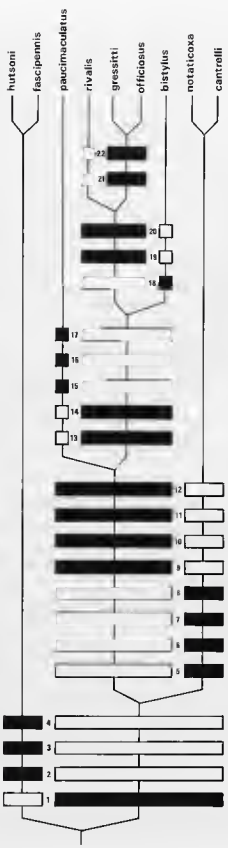
On peut ajouter à ces fortes synapomorphies, selon le critère de répartition, les hanches II-III tachées, alors qu'elles sont unicolores dans le reste du genre **(8)**.

Un autre groupe de deux espèces-sœurs est formé par *E. fascipennis* et *E. hutsoni*, ainsi caractérisé **(2-4)** :

* Clypéus dénudé. *Clypéus cilié* (A.1.8).
* Coloration alaire très vive, presque autant que chez les Macrocerinae du genre *Chiasmoneura*. *Aile claire ou au plus enfumée* (A.4.2).
* Face ventrale du synsclérite gonocoxal désclérifiée sur toute la longueur de la ligne médiane. *Synsclérite désclérifié sur au plus la moitié apicale* (A.6.7.2.1).

Un dernier ensemble est formé par *E. paucimaculatus, rivalis, gressitti* et *bistylus* (groupe *paucimaculatus*+). Sa monophylie est fondée sur les apomorphies suivantes **(9-12)** :

Source : MNHN, Paris



* Éperon tibial externe II très fortement réduit. *Éperon externe II au moins égal à la moitié de la largeur apicale du tibia* (A.3.3.3) (éperon interne III en même temps réduit).

* Protarse I atteignant au moins 2,5 fois la longueur du tibia, avec en même temps allongement du protarse II, qui est plus long que son tibia (j'ai supposé que ces deux caractères étaient corrélés, et que le protarse I d'*E. bistylus*, brisé sur le seul exemplaire connu, était allongé dans les mêmes proportions que les autres espèces). *Protarses I-II peu différents de la longueur du tibia* (A.3.4.1).

* Cu1b sinueuse en S à l'apex. *Cu1b régulièrement courbée* (A.4.5.15).

* Anale abrégée, interrompue bien avant la marge de l'aile. *Anale prolongée presque jusqu'à la marge* (A.4.5.17).

On notera que les macrochètes tibiaux antérieurs II ont disparu (A.3.4.4) dans ce groupe (comme dans le précédent), sauf chez *E. gressitti* et *officiosus*, où il en subsiste un ou deux. Il faut aussi remarquer que trois de ces espèces montrent une symplésiomorphie dans la persistance de quelques soies anépisternales : *E. rivalis, gressitti* et *bistylus* (A.2.2.6).

En ce qui concerne les relations phylogénétiques entre ces trois groupes, une première hypothèse serait que les deux derniers d'entre eux (groupes *hutsoni*$^+$ et *paucimaculatus*$^+$) représentent le groupe-frère du premier (groupe *notaticoxa*$^+$). Cette hypothèse mettrait en jeu trois phénomènes de parallélisme : disparition des macrochètes tibiaux antérieurs III chez *E. hutsoni, fascipennis* et *paucimaculatus* ; dénudation du disque scutellaire (A.2.2.2) chez *E. cantrelli, hutsoni, fascipennis, officiosus, rivalis, gressitti* et *bistylus* ; réduction du lobe anal (A.4.1) dans le groupe *notaticoxa*$^+$ et le groupe *paucimaculatus*$^+$. Une deuxième possibilité est représentée par une relation de groupe-frère entre l'ensemble groupe *notaticoxa*$^+$ - groupe *paucimaculatus*$^+$ et le couple *hutsoni-fascipennis*. Cette hypothèse repose sur la réduction du lobe anal de l'aile chez les deux premiers groupes ; elle suppose le parallélisme dans la perte des macrochètes tibiaux antérieurs II-III et dans la dénudation discale du scutellum.

FIG. 1184. — Relations phylogénétiques entre les espèces formant le genre *Euceroplatus*. Explications dans le texte.

Source : MNHN, Paris

Les deux hypothèses impliquent que la disparition des soies anépisternales se soit accomplie à trois reprises. La fondation d'un groupe sur ce caractère entraîne un tel nombre de parallélismes supplémentaires (voir matrice des caractères) qu'elle ne saurait être retenue. Les pertes de macrochètes tibiaux s'étant accomplies à de très nombreuses reprises chez les Keroplatidae, et *E. gressitti* et *officiosus* possédant encore quelques macrochètes antérieurs II alors qu'ils sont de toute évidence étroitement apparentés à *E. rivalis*, j'incline donc à penser que le caractère de réduction du lobe anal, beaucoup moins répandu, est plus significatif (A.4.1 ; **1**). Je poserai donc en hypothèse que le groupe *paucimaculatus*$^{+}$ et le groupe *notaticoxa*$^{+}$ forment ensemble le groupe-frère du groupe *hutsoni*$^{+}$.

À l'intérieur du groupe *paucimaculatus*$^{+}$, l'espèce nominative se distingue par trois autapomorphies (**15-17**) :

* Protarse 1 extrêmement allongé, dépassant le triple de la longueur du tibia. *Protarse I ne dépassant pas, au plus, le triple chez les autres* Euceroplatus (A.3.4.1).

* Ailes distinctement enfumées à la marge et à l'apex. *Ailes au plus légèrement enfumées chez les autres espèces du groupe* (A.4.2).

* Ocelles externes proches de la marge oculaire. *Ocelles externe éloignés par plus du double de leur propre diamètre* (A.1.4).

Les quatre espèces restantes sont réunies par deux synapomorphies (**13-14**) :

* Pas d'ocelle médian, et réduction des ocelles externes. *Ocelle médian présent, externes grands* (A.1.4).

* Réduction de l'éperon externe II. *Éperon externe II double de la largeur apicale du tibia* (A.3.3.3).

Le groupe formé par *E. rivalis*, *officiosus* et *E. gressitti* porte deux synapomorphies (**19-20**) :

* Raccourcissement prononcé de Cu2. *Cu2 longue, dépassant la concavité de Cu1b* (A.4.5.16).

* Mâle : gonostyles avec de longues et fortes soies ventrales et internes. *Gonostyles sans soies différenciées ventrales, internes plus courtes* (A.6.8.8).

E. bistylus se distingue de toutes les autres espèces par ses gonostyles munis d'un lobe interne (*gonostyles simples* ; A.6.8.6 ; **18**). Enfin, si l'on en juge par le fort raccourcissement de l'anale (*anale moins courte dans le reste du groupe* ; A.4.5.17 ; **21**) et les ailes enfumées à la marge et à l'apex (*ailes hyalines* ; **22**), *E. gressitti* et *officiosus* forment un coule d'espèces-sœurs ; je n'ai pu mettre en évidence une autapomorphie permettant de caractériser *E. rivalis* par rapport à ce couple.

Le cladogramme ainsi obtenu est très provisoire : le fait que huit espèces sur neuf soient inédites, l'existence de trois espèces sympatriques dans la péninsule malaise, l'énorme discontinuité dans la répartition géographique de l'un des groupes reconnus (*E. notaticoxa* : Sri Lanka ; *E. cantrelli* : Queensland), montrent que les faunes orientale et australasienne d'*Euceroplatus* sont appelées à révéler de nombreuses autres espèces (voir p. 590). Le cladogramme semble cependant avoir une bonne valeur prédictive, car *E. gressitti* ne m'est parvenu qu'après une première élaboration, et s'est aisément inséré dans le cladogramme primitif, qui était quasi identique à celui représenté ici, tandis qu'*E. officiosus*, reçu après l'achèvement de ma monographie de 1986, n'a pas présenté lui non plus de difficultés particulières.

Genre *Heteropterna* Skuse

Nous n'envisagerons ici que la phylogénie du sous-genre nominatif, puisque le sous-genre *Scrobicula* ne comprend que deux espèces. En ce qui concerne *Heteropterna s. str.*, ses représentants se séparent immédiatement en deux groupes (fig. 1185 ; voir aussi fig. 1252) en fonction du mode de division des gonostyles mâles. En effet, chez toutes les espèces australasiennes sauf *H. annulipes*, les lobes gonostylaires, incomplètement séparés, sont situés dans un plan dorsoventral, le lobe dorsal recouvrant ainsi au moins partiellement le lobe ventral, moins développé (fig. 552-554). Ce groupe sera nommé *macleayi*$^{+}$ [70].

Chez tous les autres *Heteropterna*, la division des gonostyles est presque toujours complète et

70. Il est intéressant de constaler que le même phénomène se produit dans le genre apparenté *Ctenoceridion*, où le sous-genre nominatif est de type *macleayi* (fig. 499-500), tandis que *Gymnoceridion* (fig. 509) ressemble à certains des autres *Heteropterna*.

Source : MNHN, Paris

se fait dans le plan transversal, avec formation d'un lobe dorso-externe et d'un lobe ventro-interne, ce dernier toujours moins développé. Ces espèces d'*Heteropterna* forment un groupe au sein duquel je n'ai pu élucider certaines relations de parenté, comme on le verra plus loin, et que je nommerai donc, dans ce chapitre, groupe oriento-afro-américain, sans utiliser la convention de séquençage de De Souza Amorim.

Les deux états représentent bien entendu des écarts du plan de base, à gonostyle simple. À partir de celui-ci, deux modalités de fissuration se sont exprimées : soit le long de la face ventrale, soit le long de la face interne. Ce dernier mode est beaucoup plus rare que le premier chez les Keroplatidae ; il s'accompagne de membranisation, également très rare, et sera donc considéré comme plus fortement apomorphe. L'espèce micronésienne *H. annulipes*, dont les gonostyles sont divisés longitudinalement, n'appartient pas au groupe *macleayi*+, mais au groupe oriental, comme Colless (1966) l'a souligné lors de sa description. En dehors de la forte apomorphie gonostylaire, il existe dans le groupe australien une deuxième apomorphie potentielle, le fait que chez toutes les femelles disponibles (*H. macleayi, chazeaui* et *flavovittata*) le sternite X est réduit, alors qu'il est bien développé (comparer fig. 555-556 et 557-558) chez les trois espèces de l'autre groupe pour lesquelles je dispose de femelles (*H. abdominalis, caraibeana* et *major*).

En bref, l'hypothèse de monophylie du groupe *macleayi*+ est donc étayée par deux synapomorphies (fig. 1185, **7-8**) :

* Mâle : lobes gonostylaires fissurés le long de la face interne. *Lobes gonostylaires non fissurés ou (dans ce genre) fissurés le long de la face ventrale* (A.6.8.4).

* Femelle ; tergite X réduit. *Tergite X bien développé* (A.7.6).

La monophylie du groupe oriento-afro-néotropical repose sur six apomorphies (**1-6**) :

* Face très étroite. *Face relativement plus large* (A.1.7).

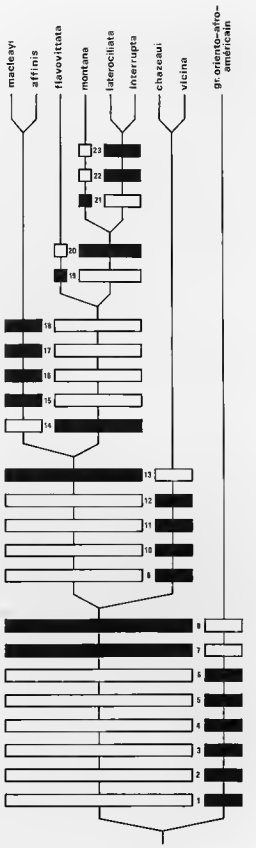


Fig. 1185.— Relations phylogénétiques entre les espèces d'*Heteropterna* du groupe *macleayi*+. Explications dans le texte.

Source : MNHN, Paris

* Pas de soies scutellaires discales. *Au moins quelques scutellaires discales* (A.2.2.2).

* Aire membraneuse sous-scutellaire très bien développée. *Aire sous-scutellaire moins grande* (A.2.2.3).

* Ornementation alaire vive, taches blanches très bien marquées, avec décoloration des nervures qu'elles recouvrent, et coloration brune le plus souvent non limitée au bord costal. *Taches blanches plus diffuses, ou des taches hyalines, coloration brune limitée au bord costal* (A.4.2).

* Mâle : hypoprocte relié au tergite IX par un apodème sclérifié. *Liaison tergite IX-hypoprocte membraneuse* (A.6.3).

* Mâle : tergite IX profondément échancré à l'apex pour le logement des cerques. *Tergite IX au plus faiblement échancré à l'apex* (A.6.5).

En ce qui concerne la liaison tergite IX-hypoprocte, il s'agit de l'extension des bords tergaux de l'échancrure logeant les cerques, qui se prolongent ventralement en un pont sclérifié plus ou moins large ; cette liaison est seulement membraneuse dans le groupe *macleayi*$^{+}$ (comparer fig. 619-620 et 621-622). Il faut cependant noter que deux espèces de ce genre, *H. interrupta* et *laterociliata*, sont quelque peu intermédiaires, puisqu'elles montrent une très mince liaison sclérifiée hypoprocte-tergite (fig. 623) ; leur tergite IX est également fortement échancré (ces deux états de caractères sont sans doute corrélés), et j'ai postulé ici une apparition indépendante dans chacun des groupes. Ici encore, on peut remarquer le parallélisme frappant des variations du tergite IX et de l'hypoprocte chez les deux sous-genres de *Ctenocerídion*, où le sous-genre nominatif possède l'état plésiomorphe, tandis que *Gymnocerídion* a un tergite IX fortement échancré, relié á l'hypoprocte par un robuste apodème.

Il y a encore parallélisme pour deux autres caractéres. Chez toutes les espéces orienta-afro-néotropicales, les antennes sont bicolores, avec au moins un flagellomère jaune ou blanc. Dans le groupe *macleayi*$^{+}$, ceci ne se produit que chez deux espéces, *H. chazeaui* et *laterociliata*. Encore faut-il noter qu'*H. chazeaui* montre des spécimens intermédiaires, et même á flagelle unicolore. Cette potentialité n'est probablement pas encore bien fixée, et je pense préférable de ne pas l'ajouter aux autapomorphies du groupe orienta-afro-néotropical, contrairement á ce que j'ai fait en 1986.

Groupe *macleayi*$^{+}$

Ce groupe comprend *H. affinis* et *macleayi*, tous deux d'Australie [71], ainsi qu'*H. chazeaui*, de Nouvelle-Calédonie, et les espèces nouvelles suivantes : *H. flavovittata* (Fidji), *H. interrupta, montana* et *laterociliata* (Papouasie-Nouvelle-Guinée), et *H. vicina* (Vanuatu). J'ai précisé plus haut que l'espèce micronésienne, *H. annulipes*, n'appartenait pas á ce groupe mais á celui des espèces orientales.

J'avais présenté en 1986 une hypothése de phylogénie pour ce groupe, que l'on peut résumer ainsi :

Groupe *chazeaui*$^{+}$ (*H. chazeaui* et *vicina*)
Groupe *interrupta*$^{+}$
H. interrupta-flavovittata
H. macleayi-affinis

La découverte de deux espèces de Papouasie-Nouvelle-Guinée qui m'étaient alors inconnues, *H. montana* et *laterociliata*, m'amène à en présenter une nouvelle, d'ailleurs peu différente, ces deux espéces étant, pour certains états de caractéres, intermédiaires avec une partie des autapomorphies présumées des sous-groupes monophylétiques reconnus dans ce travail.

J'avais alors formé un groupe monophylétique avec *H. chazeaui* et *vicina* sur la base de quatre synapomorphies (**9-12**) :

* Réduction de l'ocelle médian. *Ocelle médian grand* (A.1.4).

* Rapprochement des ocelles latéraux du bord des yeux. *Ocelles latéraux éloignés du bord des yeux*, (A.1.4).

* Large interruption apicale de M2. *M2 entiére ou au plus interrompue trés peu avant la marge* (A.4.5.13).

* Mâle: épines gonostylaires internes fortes, aussi longues que les gonocoxales. *Épines gonostylaires moins longues que les épines gonocoxales* (A.6.8.8).

71. Une troisième espéce existe en Australie et se distingue des deux premières par sa couleur d'un noir de charbon (D. COLLESS, *comm. pers.*).

Source : MNHN, Paris

On verra que l'interruption apicale de M2 sera présumée être apparue parallèlement chez *H. laterociliata, interrupta* et *montana* ; d'autre part, *H. laterociliata* possède des épines gonostylaires intermédiaires entre celles des autres espèces de son sous-groupe et celles d'*H. chazeaui* et *vicina*.

Au sein du groupe *macleayi*[+], *H. affinis* et *macleayi* se distinguent immédiatement par quatre apomorphies **(15-18)** :

* Tibias III claviformes. *Tibias III régulièrement épaissis* (A.3.3.6).

* Protarses III fortement épaissis. *Protarses III faiblement épaissis* (A.3.4.2).

* Tibias II-III sans macrochètes postérieurs. *Tibias II-III avec des macrochètes postérieurs* (A.3.3.2).

* Flagellomères antennaires 7-14 sans macrochètes ventraux. *Tous les flagellomères avec des macrochètes ventraux* (A.1.9.3).

Les deux premiers caractères ne sont pas corrélés, puisque *H. vicina* présente un tibia claviforme et un protarse normal (comparer fig. 549 et 596), et *H. laterociliata* un tibia normal et un protarse III épaissi ; ces états sont considérés ici comme le fait du parallélisme, une hypothèse de synapomorphie sur ce point étant contradictoire avec des caractères génitaux que j'estime plus significatifs (voir plus loin). La perte des macrochètes tibiaux postérieurs III est unique chez les *Heteropterna*, alors que les espèces néotropicales *H. abdominalis* et *caralbeana* ont perdu ceux des tibias II. La perte de macrochètes antennaires ventraux s'est produite chez la plupart des espèces du groupe oriento-afro-américain, parfois sous une forme plus apomorphe encore (perte de tous les macrochètes ventraux) ; sa présence dans le couple *affinis-macleayi* résulte indubitablement d'une apparition indépendante.

Le groupe *flavovittata-interrupta*, reconnu en 1986, doit comprendre en outre *H. montana* et *laterociliata*. Il est établi sur la présence d'une forte épine sclérifiée subapicale que l'on ne retrouve nulle part ailleurs chez les *Heteropterna* (*pas d'épine, ou une épine apicale* ; A.6.8.7 ; **14**). J'ai déjà dit lors de l'analyse des caractères que je considérais cet état comme une acquisition secondaire ; il s'agit donc d'une autapomorphie de ce groupe. Chez *H. affinis* et *macleayi*, les gonostyles sont sclérifiés en pointe à l'apex : il s'agit d'une condition assez courante chez les Keroplatidae, que j'estime plus apomorphe qu'un lobe non sclérifié, mais plus plésiomorphe qu'une dent subapicale (sur la base du critère de répartition).

À l'intérieur de ce groupe, un couple d'espèces-sœurs se distingue immédiatement, celui formé par *H. laterociliata* et *interrupta*. Ces deux espèces ont en effet, comme je l'ai mentionné plus haut, l'hypoprocte relié au tergite IX par un mince apodème sclérifié (*hypoprocte relié au tergite IX par une membrane* ; A.6.3 ; **22**), le tergite étant lui-même profondément échancré par le logement des cerques (A.6.5 ; **23**), états de caractères que je pense apparus parallèlement dans le groupe oriento-afro-américain. L'autapomorphie d'*H. interrupta* réside dans ses gonostyles fissurés latéralement (*gonostyles non fissurés* ; A.6.8.4) ; il faut sans doute lui ajouter, en accord avec le critère de rareté, l'ornementation des bandes scutales, coupées en deux par une bande brune (*bandes scutales monochromes* ; A.2.2.1). Celle d'*H. laterociliata* réside dans ses protarses III distinctement épaissis (*protarses III minces* ; A.3.4.2), le parallélisme avec *H. affinis* et *macleayi* étant présumé. Ces deux espèces partagent avec *H. montana* la large interruption de la nervure M2 avant la marge de l'aile (*M2 entière ou au plus interrompue très peu avant la marge* ; A.4.5.13 ; **20**) ; ce caractère serait alors apparu indépendamment chez *H. chazeaui* et *vicina*, ainsi que chez de nombreuses espèces non australasiennes. *H. montana* représenterait dans ce cas l'espèce-sœur des deux autres ; son autapomorphie réside dans la disparition de Sc2 (*Sc2 présente* ; A.4.5.4 ; **21**), qui s'est produite parallèlement chez les espèces néotropicales. Enfin, *H. flavovittata* est l'espèce-sœur des trois autres, caractérisée par la perte de l'ocelle médian (*ocelle médian présent* ; A.1.4 ; **19**), perte qui ne s'est produite dans le genre que chez l'espèce inédite des Iles Salomon[72].

Reste à déterminer les relations entre les trois sous-groupes présumés monophylétiques qui viennent d'être discutés, *macleayi*[+] *s. str., flavovittata*[+] et *chazeaui*[+]. Il est facile de remar-

72. Il s'agit probablement de son espèce-sœur. L'unique exemplaire n'a pas d'abdomen ; il possède toutes les plésiomorphies non génitales du groupe *macleayi*[+], sauf que les ailes sont vivement colorées. Ce dernier état de caractère serait alors apparu parallèlement aux espèces afro-oriento-néotropicales.

Source : MNHN, Paris

quer que les deux premiers sous-groupes ont en commun le fait que la face dorsale des gonostyles est presque entièrement membraneuse (fig. 611-614, 617-618). Chez les *Heteropterna* australasiens, il semble que la division dorsoventrale des gonostyles commence par l'apex, pour s'étendre vers la base, comme on peut le voir dans le sous-groupe *chazeaui*$^{+}$ (fig. 615-616), puis se poursuive aux dépens de la face dorsale, ne laissant plus subsister qu'un étroit pont dorsocentral sclérifié (A.6.8.4 ; **13**). Si ce morphocline est correctement interprété, les sous-groupes *macleayi*$^{+}$ *s. str.* et *flavovittata*$^{+}$ forment alors un groupe monophylétique frère du sous-groupe *chazeaui*$^{+}$.

L'hypothèse de phylogénie exprimée ci-dessus est traduite par le cladogramme de la figure 1185, qui est finalement peu différent, au nombre d'espèces près, de celui de 1986. Il faut cependant remarquer que cette hypothèse implique de nombreux parallélismes dans les caractères non génitaux, comme on peut le constater en examinant la matrice des caractères donnée en annexe.

Groupe *oriento-afro-américain*

La monophylie de ce groupe est fortement étayée par les six synapomorphies relevées plus haut, compte tenu du parallélisme supposé, sur le plan des caractères génitaux, chez *H. interrupta* et *laterociliata*. Il est donc formé d'espèces très étroitement apparentées pour lesquelles il est difficile d'établir une hypothèse de phylogénie en raison de leur grande homogénéité en même temps que de l'évolution parallèle de plusieurs caractères. Je n'ai pu en élaborer une qui soit satisfaisante pour l'ensemble du groupe, que je scinderai donc, exceptionnellement, selon la répartition géographique des espèces.

Groupe américain (*abdominalis*$^{+}$)

Ce groupe réunit les espèces néotropicales suivantes : *H. abdominalis, caraibeana, gagnei, imperfecta, major, perdistincta, tetraleuca, triangularis* et *trileuca*, ainsi que l'espèce néarctique *H. cressoni* (fig. 1186). L'hypothèse formulée ici est que ces espèces forment un groupe monophylétique, sur la base de la disparition, ou au moins de l'évanescence, de la transverse Sc2 (*Sc2 bien sclérifiée* ; A.4.5.3 ; **1**). On notera toutefois que l'espèce afrotropicale *H. ghesquierei* possède aussi cette apomorphie (voir plus loin).

J'ai déjà envisagé les relations phylogénétiques de certains *Heteropterna* néotropicaux dans le cadre d'une étude sur les Keroplatidae des Caraïbes (MATILE, 1982b). J'y distinguais un groupe chez lequel les quatre derniers flagellomères antennaires sont blancs (A.1.9.3) : il s'agit d'*H. major* et *tetraleuca*. Toutes les autres espèces américaines ont au plus trois flagellomères blancs ou jaunes. Par ailleurs, je notais l'existence de deux types de genitalia mâles, l'un avec des gonostyles élargis et aplatis à l'apex (*H. tetraleuca* et *trileuca*), l'autre à gonostyles minces, renfermant *H. abdominalis, caraibeana* et une espèce argentine encore non décrite à l'époque (*H. perdistincta* du présent travail). Enfin, *H. imperfecta* formait un troisième groupe, différant des deux autres par la séparation incomplète des lobes gonostylaires. À titre d'hypothèse, je proposais alors de distinguer deux groupes-frères, celui formé par *H. trileuca* et *tetraleuca* et celui formé par *H. abdominalis* et *caraibeana* ; ce dernier groupe était à son tour considéré comme le groupe-frère d'*H. perdistincta*. La seule espèce *H. imperfecta* était postulée représenter le groupe-frère de cet ensemble, en raison de la forte plésiomorphie des gonostyles incomplètement séparés. La place d'*H. major* n'était pas précisée, l'espèce n'étant connue que par son holotype femelle. Cette hypothèse préliminaire et incomplète peut se résumer ainsi :

H. imperfecta
  H. perdistincta
    H. abdominalis-caraibeana
  H. trileuca-tetraleuca

J'ai maintenant pu examiner des mâles de toutes les espèces américaines (toujours à l'exception d'*H. major*, de la Jamaïque). Après avoir envisagé de nombreux caractères, j'ai dû constater que si l'on considérait l'état des gonostyles d'*H. imperfecta* comme plésiomorphe, et quel que soit le type de caractères que l'on privilégiait, toute hypothèse de phylogénie aboutissait à de nombreux cas de parallélismes (en particulier la supposition que les gonostyles se soient divisés au moins à trois reprises chez les *Heteropterna*), et aussi à la construction d'au moins un groupe paraphylétique, comme on peut le cons-

Source : MNHN, Paris

tater en inversant la polarisation de la ligne 39 de la matrice des caractères. Par contre, l'hypothèse que les gonostyles d'*H. imperfecta* soient secondairement fusionnés, et dont fortement apomorphes, supprime les parallélismes les plus importants (division des gonostyles) et permet de proposer des groupes tous fondés au moins sur une synapomorphie. C'est donc la dernière hypothèse qui a été adoptée ici.

Une première constatation au sujet de la phylogénie proposée en 1982 est que l'élargissement du lobe gonostylaire interne est tout relatif chez *H. tetraleuca*. Au contraire, une nouvelle espèce, *H. triangularis*, montre un fort élargissement, comparable à celui d'*H. trileuca*, mais apical au lieu de médian (fig. 580, 583). Sur cette base, je considère que ces deux espèces forment un couple, d'autant qu'elles présentent un autre caractère commun, unique dans le genre et sans doute apomorphe. Chez elles, en effet, l'apodème sclérifié reliant le tergite IX à l'hypoproctе porte un groupe de soies, nombreuses chez *H. trileuca*, plus rares chez *H. triangularis*. J'ai le plus souvent pris comme hypothèse qu'un sclérite cilié était plus plésiomorphe qu'un sclérite dénudé, mais il s'agit ici d'une structure nouvelle, n'appartenant pas au plan de base des Mycetophiloidea, et qui a sans doute commencé par une sclérification de la membrane ; l'apparition de macrochètes à cet emplacement ne peut donc être antérieure à la formation du sclérite lui-même. Le couple *H. triangularis-trileuca* porte donc deux synapomorphies (fig. 1186, **10-11**) :

* Mâle : lobe gonostylaire interne fortement élargi. *Lobe gonostylaire interne non élargi, ou faiblement.*

* Mâle : apodème reliant le tergite IX à l'hypoproctе cilié. *Apodème dénudé.*

Le couple *abdominalis-caraibeana* me paraît devoir être maintenu du fait de trois apomorphies (**2-4**) :

* Pas de macrochètes tibiaux postérieurs II. *Des macrochètes tibiaux postérieurs* (A.3.3.2).

* Mâle : lobe gonostylaire externe fortement rétréci à l'apex et terminé en pointe. *Lobe gonostylaire externe non rétréci et arrondi à l'apex* (A.6.8.5).

* Mâle : lobe interne des gonostyles largement inférieur à la moitié de l'externe. *Lobes gonostylaires de même taille.*

La perte des macrochètes tibiaux postérieurs II ne s'est produite que chez ces deux espèces et chez le couple *H. macleayi-affinis* dans le groupe australasien. En ce qui concerne le troisième

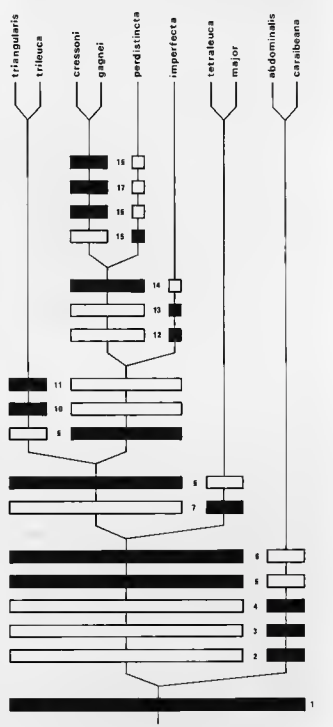


FIG. 1186. — Relations phylogénétiques entre les espèces d'*Heteropterna* du groupe *abdominalis**. Explications dans le texte.

Source : MNHN, Paris

caractère, j'ai pris comme hypothèse la plus vraisemblable que les deux lobes gonostylaires étaient sensiblement de même taille au début de leur division. Faute de connaître les genitalia mâles d'*H. major*, je suppose ici qu'il s'agit de l'espèce-sœur d'*H. tetraleuca* en raison de la couleur blanche des quatre derniers flagellomères antennaires (A.1.9.3 ; **7**) chez ces deux espèces.

Un autre couple est sans aucun doute formé par *H. cressoni* et *gagnei*, qui partagent trois apomorphies (**16-18**) :

* Nervure Cu1b fortement enfumée sur une courte distance. *Cu1b au plus faiblement enfumée* (A.4.2).

* Abdomen avec des marques claires, obliques, en plus des bandes transversales. *Seulement des bandes abdominales transversales* (A.5.2)[73].

* Mâle : spinules gonocoxales ventrales nombreuses, s'étendant tout le long de la fissure membraneuse médiane. *Spinules gonocoxales moins nombreuses* (A.6.7.3).

H. perdistincta semble se placer à proximité de ce groupe, avec lequel il partage le fort raccourcissement des cerques mâles, bien plus courts que l'hypoprocte (*cerques aussi longs ou un peu plus courts que l'hypoprocte* ; A.6.4 ; **14**). Au sein de cet ensemble, l'espèce se distingue par la grande taille de son encoche gonocoxale, qui coupe presque complétement le synsclérite en deux (*encoche gonocoxale courte* ; A.6.7.2.1 ; **15**).

Quand à *H. imperfecta*, cette espèce est caractérisée par la division incomplète des gonostyles, dont on a vu qu'elle avait été finalement interprétée comme une forte apomorphie (*gonostyles complétement divisés* ; **12**). S'y ajoute la perte de la plupart des soies anépisternales (A.2.2.6 ; **13**), dont il ne subsiste qu'une, deux ou trois selon les exemplaires examinés ; tous les autres *Heteropterna* (sauf les espèces australasiennes *H. affinis* et *macleayi*) portent des soies anépisternales beaucoup plus nombreuses, couvrant parfois le tiers, ou même la moitié, du pleurite. Le parallélisme est supposé sur ce point entre *H. imperfecta* et le couple australien. Enfin, cette espèce paraît devoir se rattacher au groupe *perdistincta*+, puisque toutes les quatre se distinguent de tous les autres *Heteropterna* par la présence de fortes bandes scutales jaunes, à limites bien précises, dont la médiane est encore séparée en deux par une ligne brune ou noire (*au plus des bandes longitudinales indécises, la médiane non séparée* ; A.2.2.1 ; 9).

Le groupe ainsi formé est réuni au couple *triangularis-trileuca* par le raccourcissement des cerques, moins prononcé chez les deux derniers, mais toujours plus courts que l'hypoprocte (*cerques au moins aussi longs que l'hypoprocte* ; A.6.4 ; **8**). Je considère tout cet ensemble comme monophylétique en raison du fait que chez toutes ces espèces, la tache alaire apicale blanche dépasse largement la nervure R5, de même que la tache médiane concolore atteint R4+5 (*tache alaire apicale dépassant à peine R5, tache médiane n'atteignant pas R4+5* ; A.4.2 ; **5-6**). Le parallélisme est ici postulé avec trois espèces orientales, *H. fenestralis, quadripunctata* et *septentrionalis*, qui partagent ce même caractère (fig. 585-586). Chez *H. abdominalis* et *caraibeana*, la tache apicale dépasse à peine R5, tandis que la tache médiane est punctiforme. Ce couple, caractérisé par les trois synapomorphies mentionnées plus haut, représente donc le groupe-frère du reste des *Heteropterna* américains.

Groupe afrotropical

Ce groupe ne comprend á présent qu'une seule espèce d'*Heteropterna s. str., H. ghesquieri*, du Bassin congolais et du Nigeria. On a vu qu'il possédait en commun avec le groupe américain l'apomorphie de la petite transverse Sc2 évanescente ou, en l'occurrence, absente. Une seule apomorphie l'oppose á ce groupe, le fait que cette espéce est la seule de tout l'ensemble oriento-afro-américain à avoir le lobe interne des gonostyles plus long que l'externe (fig. 594). Par ailleurs, *H. ghesquierei* partage avec deux espéces orientales, *H. nigrescens* et *annulipes*, le caractère fortement apomorphe que constitue la présence d'un flagellomère antennaire médian concolore aux articles apicaux (A.1.9.3). Ce dernier état de caractère étant beaucoup plus rare que la disparition de Sc2 (A.4.5.4), je suis tenté de postuler l'appartenance d'*H. ghesquierei* au groupe oriental plutôt qu'au groupe américain. Dans ce cas, la disparition de Sc2 se serait effectuée à deux reprises au moins dans le groupe oriento-afro-américain.

73. On notera que deux espéces orientales montrent elles aussi des bandes abdominales obliques (voir plus loin).

Source : MNHN, Paris

Groupe oriental

Ce groupe renferme, outre *H. ghesquierei* si mon hypothèse est exacte, les espèces suivantes : *H. fenestralis* (Sri Lanka), *nigrescens* (Sumatra) et *quadripunctata* (Bengale), ainsi que deux espèces inédites représentées par des femelles seulement et provenant respectivement de Malaisie et des Philippines. J'y ajoute une espèce paléarctique, *H. septentrionalis*, du Japon. Cette dernière était signalée de Honshu et de Shikoku (OKADA, 1938) ; j'en ai vu un exemplaire de Kyushu (Muséum de Paris), et surtout une série d'Okinawa (U.S. National Museum, Washington), qui démontre que l'aire de répartition de cette espèce déborde sur les deux régions, orientale et paléarctique, dont la limite au 30e degré nord n'est que théorique. Enfin, j'ai dit plus haut que c'est avec ce groupe oriental que je classais *H. annulipes*, qui bien qu'appartenant théoriquement à la région australasienne (Micronésie, Palau) ne présente aucune des caractéristiques du groupe australasien *macleayi*+.

Je ne connais les genitalia mâles que de trois seulement de ces espèces : *H. fenestralis, nigrescens* et *septentrionalis*. Ceux d'*H. annulipes* ont été correctement figurés par COLLESS (1966), mais ces dessins ne permettent cependant pas de contrôler certains détails. Par ailleurs, *H. quadripunctata* ne m'est connu que par la description originale de BRUNETTI (1912), nettement insuffisante dans le cadre de la présente étude, et que je n'ai donc pas inclus dans la matrice des caractéres. Les figures de l'aile et de l'abdomen données par cet auteur permettent cependant d'en tirer quelques éléments significatifs.

Je n'ai trouvé aucune synapomorphie permettant de penser que ce groupe, avec ou sans l'espèce africaine, est monophylétique ; une hypothèse détaillée de phylogénie serait donc prématurée. Tout au plus peut-on dire que trois de ses espèces, *H. fenestralis, quadripunctata* et *septentrionalis*, forment sans doute un groupement monophylétique, sur la base de l'étendue des taches alaires blanches apicale et médiane, qui sont dans un état comparable à celui de la majorité des espèces américaines, c'est-á-dire dépassant largement R4+5 et R5. L'espèce inédite des Philippines se placerait dans ce groupe, á l'intérieur duquel *H. fenestralis* et *quadripunctata* pourraient former un couple d'espèces-sœurs en raison des marques abdominales supplémentaires. L'ensemble formé par l'espèce afrotropicale, *H. ghesquierei*, et *H. nigrescens, annulipes* ainsi qu'une espèce malaise non décrite, serait monophylétique sur la base de la présence d'un flagellomére antennaire médian concolore aux apicaux.

Si la monophylie du groupe australasien et du groupe oriento-afro-américain est solidement étayée, on voit donc qu'il n'en est rien pour les sous-ensembles que renferme le deuxiéme. Les *Heteroptena s. str.* représentent un excellent exemple de ces cas oú des synapomorphies importantes sur les genitalia mâles, ici le mode de fissuration des gonostyles et la liaison hypoprocte-tergite IX, démontrent que de nombreux phénoménes de parallélisme ont dû impérativement se produire lors de l'évolution des espèces, phénoménes qui en masquent la phylogénie.

GENRE *KEROPLATUS* BOSC

L'hypothèse de phylogénie présentée en 1986 et briévement évoquée récemment (MATILE, 1989a) au sujet des espéces néotropicales, doit être modifiée en fonction de la découverte de *K. tergatus*, de Papouasie-Nouvelle-Guinée, décrit dans le présent travail. Dans cette version, je distinguais au sein des *Keroplatus* deux ensembles supposés monophylétiques. Le premier était caractérisé par la dénudation du métépisterne (A.2.3), le deuxiéme par la réduction ou la perte de l'ocelle médian (A.1.4) et la présence d'un bec au pédicelle antennaire (A.1.9.2). *K. tergatus* n'a ni ocelle médian, ni bec pédicellaire ; le cladogramme a été modifié en conséquence (fig. 1187-1188 ; voir aussi fig. 1239, 1241). D'autre part, les genitalia mâles m'avaient permis de reconnaître six groupes monophylétiques d'espéces. *K. tergatus* n'entre dans aucun d'entre eux, et je dois donc en reconnaître en septiéme. J'envisagerai ci-dessous successivement ces groupes et leurs relations mutuelles.

L'étude des genitalia mâles des *Keroplatus* permet aisément de diviser le genre en quatre ensembles. Le premier (groupe *caribai*+) est formé d'espéces néotropicales dont les gonostyles sont divisés en deux lobes indépendants jusqu'à la base. Le lobe externe est mince et allongé, l'interne, plus court et plus massif, porte des soies différenciées en spinules, au moins á la

Source : MNHN, Paris

marge interne (fig. 694-695, 698-701). Le caractère hautement apomorphe de cette division des gonostyles ne fait aucun doute. Le deuxième est représenté par *K. tipuloides* seul, qui se classe à part de toutes les autres espèces du genre par ses gonostyles non divisés, même partiellement, prenant la forme d'une sorte d'entonnoir complexe muni d'un bec dorsal (fig. 85) ; aucun autre Keroplatidae, à ma connaissance, ne montre une structure semblable. On y adjoindra cependant, d'après d'autres caractères, *K. biformis*, pour former le groupe *tipuloides*$^{+}$. *K. heimi* (fig. 719-721) est également très particulier par ses cerques munis de fortes cornes latérales (A.6.4), ainsi que par ses gonostyles divisés en deux lobes fortement sclérifiés dont l'externe, de plus, porte un fort processus dorsal (A.6.8.6) ; je lui ajoute provisoirement une espèce zaïroise non décrite dont les genitalia mâles sont encore inconnus.

Enfin, les autres espèces du genre se caractérisent par des gonostyles triangulaires plus ou moins allongés et munis d'un appendice ventral interne et cilié (voir p. ex. fig. 662, 664, 666-667). Ce type de gonostyles sera nommé ici type *testaceus*. Comme pour les espèces précédentes, aucun autre Keroplatidae ne présente une telle structure, qui peut donc être considérée comme apomorphe. Plus simple, répartie chez de nombreuses espèces couvrant toute l'aire de répartition, elle est ici considérée comme relativement plésiomorphe à l'intérieur du genre. On imagine mal, cependant, comment cette structure, ou une structure proche, aurait pu donner naissance aux gonostyles si particuliers observés chez *K. tipuloides* et *heimi*, et dans le groupe *caribai*$^{+}$. La structure réellement primitive à partir de laquelle auraient pu évoluer les quatre types de gonostyles de *Keroplatus* reste à découvrir. L'ensemble des espèces à genitalia de type *testaceus* sera divisé plus loin en quatre groupes : *testaceus*$^{+}$, *fiebrigi*$^{+}$, *militaris*$^{+}$ et un groupe formé de *K. tergatus* seul.

Groupe *caribai*$^{+}$ (fig. 1187)

Ce groupe néotropical comprend *K. caribai, ornativentris, papaveroi, striatus, townsendi* et *trinidadensis*. Fondé sur le dédoublement des gonostyles (*gonostyles simples* ; A.6.8.6 ; **9**), j'y ajouterai *K. mexicanus*, dont le mâle est inconnu. En dehors de la structure des gonostyles, la monophylie du groupe est étayée par quatre synapomorphies (**10-13**) :

* Ailes avec deux fortes taches quadrangulaires. *Ailes avec au plus des taches diffuses* (A.4.2).

* Mâle : cerques minces et allongés. *Cerques courts* (A.6.4).

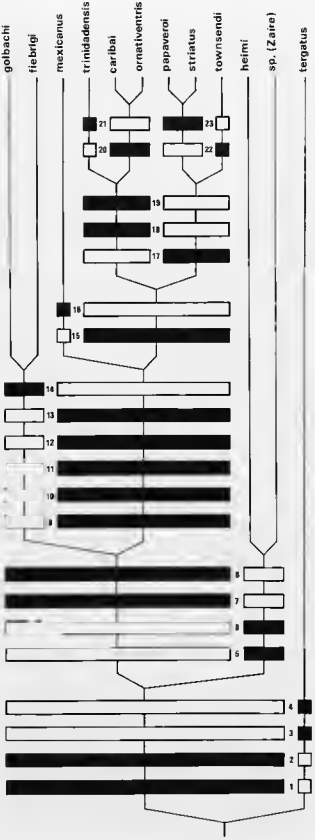
* Mâle : tergite IX profondément échancré pour le logement des cerques, l'échancrure étant prolongée de part et d'autre par une digitation sclérifiée. *Tergite IX non échancré à l'apex* (A.6.5).

* Mâle : phallosome nettement allongé, plus long que le synsclérite gonocoxal, dépassant en arrière entre les lobes internes des gonostyles. *Phallosome court* (A.6.9.2.1).

En étudiant les Keroplatidae des Petites Antilles et de Trinidad (MATILE, 1982b), j'avais supposé que la disparition de l'ocelle médian (A.1.4) chez *K. caribai, fiebrigi, golbachi, mexicanus* et l'espèce indéterminée décrite plus haut sous le nom de *K. ornativentris* pouvait être une synapomorphie indiquant que ces espèces formaient un groupe de parenté. L'étude des genitalia mâles de *K. fiebrigi* et *golbachi*, qui m'étaient alors inconnus, montre que ceux-ci ne peuvent se rattacher au groupe *caribai*$^{+}$; la perte de l'ocelle médian doit être ici attribuée au parallélisme, d'ailleurs fréquent en ce qui concerne cet organe. Par ailleurs, j'émettais l'hypothèse que le *K. mexicanus* de LANE pouvait être la femelle de *K. ornativentris*. En fait, *K. mexicanus* se distingue de tous les autres *Keroplatus* néotropicaux par l'étendue de sa première tache costale et représente donc une espèce valide (MATILE, 1989a).

Au sein du groupe *caribai*$^{+}$, un groupe d'espèces semble formé par *K. caribai, ornativentris* et *trinidadensis*, qui ont perdu leur ocelle médian (*au moins un ocelle médian punctiforme* ; A.1.4 ; **18**) et dont les lobes gonostylaires externes sont fortement sclérifiés, de couleur brune (*lobes externes pas plus sclérifiés que les internes* ; **19**). L'hypothèse que *K. caribai* et *ornativentris* forment un couple d'espèces-sœurs est fondée sur le grand développement du lobe gonostylaire externe, double de l'interne (fig. 694, 699) (*lobe gonostylaire externe plus court* ; **20**). *K. trinidadensis* se distingue de ce couple par sa tache costale plus longue, recouvrant l'apex de la sous-costale (*tache costale n'atteignant pas l'apex de*

Source : MNHN, Paris



Sc ; **21**). Un autre couple est représenté par *K. papaveroi* et *striatus*, chez lesquels les taches costales sont plus étendues que chez les autres espèces du groupe (sauf *K. mexicanus* et *trinidadensis*), englobant l'apex de sc pour la tache médiane, R4 tout entière pour l'apicale (**23**). Toutes ces espèces peuvent être rassemblées dans un sous-groupe *caribai*$^{+}$ *s. str.*

Si l'on en juge par le phallosome particulièrement développé, dépassant le niveau du milieu du lobe gonostylaire interne (*phallosome plus court* ; A.6.9.2.1 ; **17**), *K. townsendi* représente l'espèce-sœur du couple *papaveroi-striatus*. Elles forment donc le sous-groupe *townsendi*$^{+}$. Les deux sous-groupes sont enfin réunis par la perte des macrochètes flagellaires ventraux (*des macrochètes ventraux* ; A.1.9.3 ; **15**). *K. mexicanus*, dont le mâle est inconnu, est ici considéré comme le groupe-frère plésiomorphe de ces six espèces, auxquelles je le rattache plutôt qu'au groupe *fiebrigi*$^{+}$ en raison de ses très fortes taches costales, plus prononcées encore que chez les espèces précédentes (**16**).

Groupe *fiebrigi*$^{+}$ (fig. 1187)

Ce groupe est composé des deux espèces-sœurs *K. fiebrigi* et *golbachi*, d'Amérique centrale, chez lesquelles les gonostyles sont de type *testaceus*, mais qui présentent la symplésiomorphie du métépisterne cilié (A.2.3). Leur autapomorphie est représentée par le phallosome fortement et entièrement sclérifié dorsalement (*phallosome en partie membraneux dorsalement* ; A.6.9.2.3 ; **14**).

Groupe *tipuloides*$^{+}$ *s. str.* (fig. 1188)

Ici encore, il s'agit d'un groupe ne renfermant que deux espèces-sœurs, paléarctiques, *K. tipuloides* et *biformis*. On a vu plus haut que les genitalia mâles du premier étaient d'un type unique pour les Keroplatidae. *K. biformis* possède, quant à lui, des genitalia mâles du type relativement plésiomorphe de *K. testaceus*, à l'exception de la profonde excavation des gonostyles et de celle du synsclérite. L'hypothèse

FIG. 1187. — Relations phylogénétiques entre les espèces néotropicales, afrotropicales et australasienne du genre *Keroplatus*. Explications dans le texte.

Source : MNHN, Paris

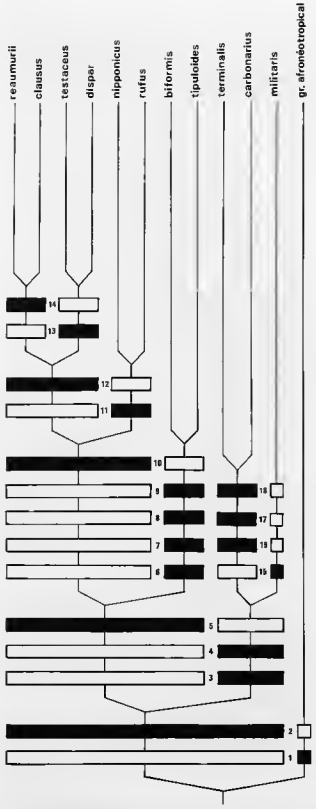


FIG. 1188. — Relations phylogénétiques entre les espèces holarctiques et orientale du genre *Keroplatus*. Explications dans le texte.

que les deux espèces forment un couple est principalement fondée sur le fait que toutes deux ont un processus gonocoxal ventral volumineux, et relié par une zone membraneuse à la face ventrale du phallosome (voir fig. 83, 657-658). Cet état de caractère est unique chez les *Keroplatus* (*tubercule petit, non relié au phallosome* ; A.6.7.2.3 ; **6**). Par ailleurs, ces deux espèces sont les seules (avec *K. tergatus*) à posséder un scape antennaire prolongé par un bec long et épais (*au plus un petit bec* ; A.1.9.1 ; **7**) et un basisternite dénudé sur tout le disque (*basisternite cilié sur le disque* ; A.2.1.4 ; **8**). On peut ajouter à ces synapomorphies le fait que les ailes sont vivement colorées de jaune, de brun et de blanc (fig. 645-648) (*ailes au plus brunies* ; A.4.2 ; **9**), mais on notera que *K. carbonarius* et *terminalis*, placés dans le groupe *testaceus*$^+$, possèdent des ailes se rapprochant de ce type, tandis que *K. heimi* montre un fort processus gonocoxal médian. Le parallélisme est ici postulé pour ces deux caractères.

Groupe *heimi*$^+$ (fig. 1187)

Ce groupe n'est composé que de l'espèce afrotropicale *K. heimi*, dont les genitalia mâles présentent des gonostyles bifides (*gonostyles simples* ; A.6.8.6 ; **5**) et des cerques cornus (*cerques au plus rebordés* ; A.6.4 ; **6**), caractères uniques et exclusifs dans le genre comme on l'a déjà vu plus haut. *K. heimi* n'a pas d'ocelle médian, de même qu'une espèce du Zaïre dont le mâle est inconnu ; je la rattache provisoirement à *K. heimi* d'après ce seul caractère.

Groupe *testaceus*$^+$ (fig. 1188)

Le groupe *testaceus*$^+$ renferme les espèces paléarctiques *K. dispar, nipponicus, reaumurii* et *testaceus*, ainsi que le néarctique *K. clausus* et l'oriental *K. rufus*. Les gonostyles de ces espèces sont triangulaires et munis d'un bec basal ; il existe un processus gonocoxal ventral de forme variable, saillant en arrière du synsclérite. La monophylie du sous-groupe repose sur la forme très particulière des cerques mâles, élargis et rebordés ventralement, soit largement (fig. 673-675, 693), soit sous forme d'un processus apical (fig. 676, 716) (*cerques simples* ; A.6.4 ; **10**). Les

Source : MNHN, Paris

espèces qui le forment sont morphologiquement si proches qu'on ne peut guère les distinguer que par la forme du processus gonocoxal médian des mâles (MATILE, 1986c).

Celui-ci est fortement élargi à la base chez *K. nipponicus* et *rufus* (fig. 669, 715) (*processus étroit* ; **11**) : il paraît raisonnable d'estimer que cet écart du plan de base du groupe représente une synapomorphie et que ces deux espèces forment un couple, au sein duquel *K. rufus* serait l'espèce la plus apomorphe par ses gonostyles globuleux et déprimés à la face interne (fig. 715).

En ce qui concerne les quatre espèces restantes, elles semblent former deux couples d'espèces-sœurs. Le premier, formé par *K. testaceus* et *dispar*, est caractérisé par un processus gonocoxal court et triangulaire (fig. 661, 663), alors qu'il est long et mince chez *K. reaumurii* (avec ses deux sous-espèces) et *K. clausus* (fig. 665, 668, 686). Je ne peux dire *a priori* si l'un de ces deux états est plus apomorphe que l'autre, ou s'ils dérivent tous deux d'un état initial à découvrir ; sur ce point, les deux couples sont établis sur une ressemblance dont je n'ai pas établi la polarité. Cependant, le couple *reaumurii-clausus* présente une synapomorphie en la longueur de la fusion radiomédiane, qui atteint au moins 1,7 fois celle du pétiole de la fourche médiane, alors qu'elle est au plus égale à cette longueur chez *K. dispar, testaceus, nipponicus* et *rufus* (A.4.5.10 ; **14**). Peut-être faut-il considérer que le processus gonocoxal triangulaire de *K. testaceus* et *dispar* représente une apomorphie relative (**13**), intermédiaire entre un processus mince et allongé et celui, trés élargi, de *K. nipponicus* et *rufus*. C'est l'opinion adoptée ici, encore que je ne me dissimule pas qu'elle puisse s'interpréter comme une hypothèse *ad hoc*.

Les quatre espèces précédentes s'opposent au couple *nipponicus-rufus* par leurs cerques mâles très largement rebordés ventralement (fig. 673-675, 693 ; **12**), alors que ce retour ventral est limité à l'apex chez *K. nipponicus* et *rufus* (fig. 676, 716). J'ai choisi ici entre deux synapomorphies contradictoires. En effet, *K. testaceus, dispar, nipponicus* et *rufus* se caractérisent par l'allongement du protarse 1 (A.3.4.1), qui atteint au moins 1,7 fois la longueur du tibia, alors qu'il ne dépasse pas 1,5 fois cette longueur chez *K. reaumurii* et *clausus*. Cette différence de longueur m'a semblé moins significative, et avoir plus de chances de résulter du parallélisme, que le caractère des cerques. Je propose donc de considérer le couple *K. nipponicus-rufus* comme le groupe-frère des quatre autres espèces du groupe *testaceus*$^{+}$.

Groupe *militaris*$^{+}$ (fig. 1188)

Ce groupe est formé de trois espèces néarctiques, *K. militaris, terminalis* et *carbonarius*, dont les gonostyles sont de type *testaceus*, mais sans processus ventral. Elles se distinguent par ailleurs de tous les autres *Keroplatus* par la présence d'épines courtes et épaisses à la face interne des gonostyles (*seulement des soies gonostylaires* ; A.6.8.8 ; fig. 683, 685, 689 ; **3**). Le groupe est aussi caractérisé par la modification de certaines des soies ciliformes qui entourent normalement le stigmate thoracique antérieur, et qui prennent chez eux l'aspect de soies bien développées (*toutes les soies ciliformes* ; A.2.2.7 ; **4**). Cette dernière apomorphie est unique chez les *Keroplatini*.

K. terminalis et *carbonarius* ont en commun le fait que leurs gonostyles mâles soient profondément excavés dans la région médiane (fig. 682-685) (*gonostyles non excavés* ; A.6.8.6 ; **16**). *K. rufus* montre aussi, à un moindre degré, cet état de caractère, et là encore je présume qu'il s'agit d'un parallélisme. Chez ces deux espèces, en outre, le tergite IX est fortement échancré à l'apex (fig. 690-691) (*tergite IX au plus faiblement échancré* ; A.6.5 ; **17**) ; il s'agit vraisemblablement d'une synapomorphie supplémentaire, le même phénomène étant apparu indépendamment dans les groupes *fiebrigi*$^{+}$ et *caribai*$^{+}$, ainsi que chez *K. tergatus* (où il est beaucoup plus prononcé). Il en va de même de la vive coloration alaire (fig. 653-654) (*ailes au plus brunies* ; A.4.2 ; **18**), qui existe aussi dans le groupe *tipuloides*$^{+}$. *K. carbonarius* se distingue de toutes les autres espèces du genre par son flagelle antennaire bicolore (*flagelle unicolore* ; A.1.9.3). Quant à *K. militaris*, il se sépare de tous les autres *Keroplatus* par la répartition des spinules gonostylaires, disposées en groupes serrés nettement délimités (fig. 689) (*spinules gonostylaires dispersées* ; **15**). Cette espèce est considérée comme l'espèce sœur de *K. terminalis* et *carbonarius*.

Source : MNHN, Paris

Keroplatus tergatus (fig. 1187)

Cette espèce se distingue de tous les autres membres du genre à bypopyge de type *testaceus* par l'apomorphie du tergite IX mâle très profondément échancré (fig. 723) (*tergite IX au plus faiblement échancré* ; A.6.5 ; **1**) et par la plésiomorphie de l'absence de processus gonocoxal sclérifié (A.6.7.2.3) ; la structure du synsclérite et des gonostyles est semblable. Par ailleurs, elle se sépare de toutes les autres espèces par son protarse I un peu plus du double du tibia (*protarse I inférieur au double du tibia* ; A.3.4.1 ; **2**).

Relations entre groupes

J'ai dit plus haut que les différents groupes qui composent le genre peuvent assez simplement être rassemblés en deux ensembles, chacun caractérisé par une apomorphie. Le premier rassemble les groupes *fiebrigi*$^+$, *caribai*$^+$ et *heimi*$^+$, ainsi que *K. tergatus* ; chez tous, il n'y a pas de calus ocellaire médian, et l'ocelle médian est absent, ou à tout le moins réduit (*calus et ocelle médian présents, l'ocelle non punctiforme* ; A.1.4 ; fig. 1188, **1**). Le second comprend les groupes *tipuloides*$^+$ *s. str.*, *testaceus*$^+$ et *militaris*$^+$; chez ces espèces, le métépisterne est entièrement dénudé (*métépisterne avec un groupe de cils* ; A.2.3 ; fig. 1188, **2**).

Les groupes *fiebrigi*$^+$ et *caribai*$^+$ (fig. 1187) paraissent étroitement apparentés entre eux en raison de l'échancrure apicale du tergite IX (*tergite IX non échancré* ; A.6.5 ; 7) et de l'ornementation alaire comprenant deux taches costales quadrangulaires, moins prononcées dans le groupe *fiebrigi*$^+$, mais cependant fort distinctes (*au plus des taches diffuses* : A.4.2 ; **8**). Bien que très particulier, *K. heimi* se rapproche de l'ensemble *fiebrigi*$^+$-*caribai*$^+$ par l'apomorphie du pédicelle antennaire, qui porte un bec ventral aussi long que celui du scape (*pédicelle discoïde* ; A.1.9.2 ; **1**) ; il faut sans doute y ajouter le fait que ses ailes sont assez vivement colorées, bien que non tachées, apomorphie qui n'est valable que dans le groupe de parenté que forment toutes ces espèces avec *K. tergatus* (*ailes hyalines* ; A.4.2 ; **2**). L'espèce du Zaïre à mâle inconnu partage ces deux états de caractères. Je considère donc le groupe *heimi*$^+$ comme le groupe-frère de *fiebrigi*$^+$-*caribai*$^+$ et *K. tergatus* comme, à son tour, le groupe-frère de cet ensemble.

Dans l'ensemble à métépisterne dénudé, les groupes *tipuloides*$^+$ *s. str.* et *testaceus*$^+$ (fig. 1188) sont réunis par la présence d'un processus gonocoxal ventral, présumé apparu indépendamment chez *K. heimi* (*pas de processus gonocoxal* ; A.6.7.2.3 ; **5**) ; le groupe *militaris*$^+$ représenterait donc le groupe-frère des deux autres.

Deux espèces ne peuvent être classées dans le cladogramme ainsi obtenu. *K. fuscomaculatus* (afrotropical) possède un ocelle médian bien développé et des soies métépisternales ; il n'entre par conséquent dans aucun des deux grands ensembles définis au début de ce paragraphe. L'espèce indienne, connue par un seul spécimen sans abdomen, a le métépisterne nu et un ocelle médian bien développé ; elle se place donc dans l'ensemble *testaceus*$^+$-*tipuloides*$^+$ *s. str.*-*militaris*$^+$. La coloration alaire peu prononcée l'exclut des deux derniers de ces groupes. Le groupe *testaceus*$^+$ et les deux sous-groupes qui le composent sont définis par des synapomorphies génitales ; cette espèce peut donc soit représenter le groupe-frère du groupe *testaceus*$^+$, soit lui appartenir en tant que sous-groupe distinct ou en tant que membre de l'un ou l'autre des sous-groupes. Il serait cependant tentant de la classer avec le couple *nipponicus-rufus* (Japon et Java).

L'hypothèse de phylogénie présentée figures 1187-1188 est quelque peu différente de celle élaborée en 1986, et ceci en raison de l'inclusion de *K. tergatus*. Je n'en suis pas plus satisfait que de l'ancienne, car elle implique tout autant de phénomènes de parallélisme (ocelles, coloration alaire, processus gonocoxal, échancrure ou dédoublement du tergite IX, excavation des gonostyles, etc.), comme le montre la matrice des caractères. Cependant, toutes les autres hypothèses se sont révélées largement moins économiques. De plus, elle est testée favorablement, à divers niveaux, sur le plan biogéographique. Pour l'affiner, il faudrait sans doute découvrir d'autres formes larvaïres ; il serait par exemple intéressant de savoir quel groupe de parenté pourrait être établi sur la forte apomorphie que représente la désclérification partielle du clypéofrons (C.1.8), présente à la fois chez *K. tipuloides* et *carbonarius* (fig. 1176-1177) et, à un moindre degré, chez *K. heimi* (fig. 729), trois espèces classées ici dans des groupes différents.

Source : MNHN, Paris

GENRE *NEOCEROPLATUS* EDWARDS (fig. 1189, 1238)

Dès avant 1986, j'avais brièvement évoqué les relations phylogénétiques des espèces de ce genre (MATILE, 1982b) et avancé l'hypothèse que *N. delamarei* était étroitement apparenté à *N. paicoenai*, un autre couple d'espèces étant formé par *N. minimax* et *lauroi*, de parenté plus lointaine. Cette hypothèse résultait de l'examen des genitalia mâles des holotypes de *N. paicoenai* et *lauroi*, et de ceux du seul exemplaire de « *N. minimax* » dont LANE ait préparé l'hypopyge. La révélation que les séries de « *paicoenai* » et de « *minimax* » de la collection LANE comprenaient chacune trois espèces distinctes, et différentes du vrai *minimax* d'EDWARDS (dont le néotype est désigné dans la Partie systématique), la découverte de *N. punctipes* n. sp. et *arnaudi* n. sp., ainsi que l'inclusion dans le genre de « *Keroplatus* » *samiri* Khalaf, m'ont naturellement conduit à abandonner l'hypothèse de 1982.

Les *Neoceroplatus* constituent un ensemble d'espèces très homogènes par la plupart de leurs caractères, à l'exception de ceux portés par leurs genitalia mâles. Ceux-ci, par contre, sont particulièrement variés par la forme et l'ornementation des gonostyles et du tubercule gonocoxal, qui représentent pratiquement pour chaque espèce autant d'autapomorphies, et ne peuvent donc être utilisés pour la recherche des relations de parenté.

Les quelques synapomorphies potentielles que l'on peut relever dans la nervation alaire portent sur l'interruption de M4 à la base et à l'apex, la brièveté de la nervure anale et la longueur de la fusion radiomédiane par rapport au pétiole de la fourche. Elles conduisent à mettre en évidence un groupe formé de toutes les espèces sauf *N. delamarei* et *samiri*, groupe caractérisé par M4 et A1 largement interrompues avant la marge de l'aile (A.4.5.13, A.4.5.17), alors que ces deux nervures sont plus longues chez *N. delamarei* et *samiri*, plus particulièrement ce dernier. Par contre, M4 n'est largement interrompue à la base, état fortement apomorphe, que chez *N. arnaudi*, *hodeberti*, *minimax* et *spinosus*. Elle l'est étroitement ou moyennement (voir matrice des caractères) chez toutes les autres espèces, sauf *N. paicoenai* et *delamarei*, où elle est entière. La fusion radiomédiane atteint le triple du pétiole de la fourche (A.4.5.10) chez *N. punctipes*, dépasse 1,3 fois cette longueur chez *N. arnaudi* et *hodeberti* ; elle est égale ou un peu plus longue chez *N. minimax*, *dissimilis* et *dureti*, plus courte chez les autres espèces.

En ce qui concerne les palpes, le dernier palpomère est aussi long que la face et le clypéus ensemble (A.1.10) chez toutes les espèces sauf *N. punctipes*, *samiri* et *delamarei*, où il est un peu plus court et par conséquent relativement plésiomorphe. Tous les *Neoceroplatus* sauf *N. arnaudi*, *minimax*, *hodeberti* et *punctipes* possèdent un sillon frontal bien marqué et des calus frontaux bien développés (A.1.6). Les caractères de coloration tels que ceux des hanches, des pattes, de l'aile, semblent répartis au hasard.

Chacune des synapomorphies potentielles basées sur ces caractères est en contradiction avec des apomorphies beaucoup plus fortes portant sur les genitalia, et en particulier ceux de deux groupes d'espèces, l'un formé par *N. minimax*, *monostylus*, *hodeberti* et *punctipes*, l'autre par *N. lauroi*, *arnaudi* et *spinosus* (voir plus loin). Je suis donc amené à considérer les caractères non génitaux comme largement soumis au parallélisme dans ce genre. L'étude des genitalia mâles (fig. 766-808) ne conduit pas pour autant à une hypothèse de phylogénie aisée à proposer. En effet, plusieurs groupements sont possibles, basés chacun sur des apomorphies indiscutables.

Le premier reposerait sur la présence d'un tubercule gonocoxal spinuleux (A.6.7.2.3) (sétifère seulement chez *N. delamarei*) chez toutes les espèces, sauf *N. dissimilis* et *paicoenai*. Le deuxième peut se faire selon que les gonostyles sont trilobés (*N. arnaudi*, *lauroi*, *paicoenai*, *delamarei*, *samiri*), bilobés (*N. dureti*, *minimax*, *dissimilis*, *punctipes*, *hodeberti*, *spinosus*) ou unilobés (*N. monostylus*) (A.6.8.6). Enfin, le troisième rassemblerait les espèces chez lesquelles le synsclérite gonocoxal est fortement encoché à l'apex, les gonostyles s'insèrant bien au-dessous de la marge latérale du synsclérite (A.6.8.9). Ce groupe comprendrait *N. minimax*, *dureti*, *hodeberti* et *punctipes*. Le synsclérite est également encoché, mais moins fortement, chez *N. arnaudi*, *spinosus*, *delamarei* et *dissimilis*, à peine encoché chez les autres espèces (*N. lauroi*, *samiri*, *monostylus* et *paicoenai*).

Aucun de ces groupements ne permet de mettre en évidence d'autres synapomorphies décisives, qu'ils reposent sur des caractères génitaux ou non génitaux, comme le montre la

Source : MNHN, Paris

matrice des caractères. Il serait délicat de choisir entre ces trois possibilités contradictoires si la structure du phallosome mâle n'imposait un groupe de trois espèces et un groupe de quatre, fondés sur des synapomorphies uniques et exclusives pour la tribu des *Keroplatini*.

Le premier de ces groupes (*lauroi*$^{+}$ *s. str.*) comprend *N. arnaudi*, *lauroi* et *spinosus*. Chez ces espèces, la face ventrale du phallosome est très fortement sclérifiée transversalement (A.6.9.2.3 ; fig. 806-808). Le deuxième (groupe *minimax*$^{+}$) est formé de *N. hodeberti*, *punctipes*, *minimax* et *monostylus*, où cette face ventrale, moins fortement sclérifiée, est plus ou moins élargie et intégre la base de l'apodéme éjaculateur (fig. 802-805). Toute hypothèse de phylogénie ne renfermant pas ces deux groupes d'espèces comme des entités monophylétiques serait donc réfutée, vu le caractère exceptionnel de ces sclérifications du phallosome. Il est quand même possible que ces structures soient apparues indépendamment, par parallélisme, car elles présentent un aspect bien différent et intéressent ou non l'apodéme éjaculateur, ce qui n'impose donc pas leur regroupement.

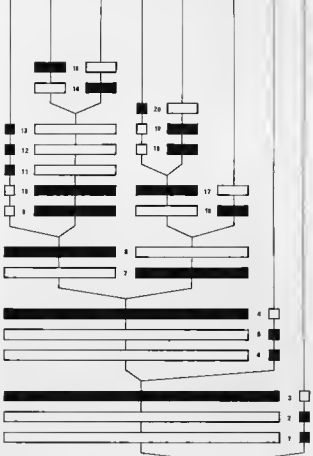


FIG. 1189. — Relations phylogénétiques entre les espèces formant le genre *Neoceroplatus*. Explications dans le texte.

Il convient aussi de noter qu'en ce qui concerne la division des gonostyles, *N. paicoenai* se distingue des autres espéces á gonostyles trilobés par le fait que la division s'y est faite dans le plan transversal, dans lequel se trouvent disposées trois digitations (fig. 776, 783). Chez les autres espèces, la division s'est faite dans le plan dorsoventral, et je pense tout à fait légitime l'hypothése que le processus de division des gonostyles se soit accompli suivant deux modalités, celle de *N. paicoenai*, plus rare, étant *a priori* plus apomorphe (*gonostyles divisés dans le plan dorsoventral* ; A.6.8.6 ; **1**). Cette espéce est par contre fortement plésiomorphe en ce sens que les gonostyles ne portent pas de soies modifiées. Je propose donc de la considérer comme le groupe-frére de tous les autres *Neoceroplatus*. Elle se distingue d'eux par une autre apomorphie, la costale ne dépassant qu'á peine l'apex de R5 (*costale dépassant largement R5* ; A.4.5.2 ; **2**).

La monophylie du groupe *dissimilis*$^{+}$, ainsi mis en évidence, n'est assurée que par la présence dans toutes les espéces de soies gonostylaires modifiées en épines ou spinules (*soies gonostylaires non modifiées* ; A.6.8.8 ; **3**). Au sein de ce groupe, *N. dissimilis* se sépare de toutes les autres espéces par l'absence de tubercule gonocoxal, état de caractére très plésiomorphe, et par un lobe gonostylaire ventral très fortement sclérifié, état au contraire apomorphe (*lobe ventral pas plus sclérifié que le reste* ; A.6.8.6 ; **4**). On peut probablement ajouter á cette autapomorphie le fait que la nervure Rs soit pratiquement verticale (*Rs oblique* ; A.4.5.5 ; **5**) ; *N. arnaudi* montre aussi cet état de caractére, mais il a toutes chances d'être apparu indépendamment, puisqu'il est étroitement apparenté á *N. lauroi* et *spinosus* par la structure du phallosome, alors que Rs n'est pas complétement transversalisée

Source : MNHN, Paris

(comme chez les autres espèces du genre) chez ces deux espèces.

Les *Neoceroplatus* restants sont bien entendus caractérisés par la forte apomorphie de la présence d'un tubercule gonocoxal ventral (*pas de tubercule gonocoxal* ; A.6.7.2.3 ; **6**), et nous retrouvons ici le premier groupe mis en évidence au début de l'analyse. Le deuxième se retrouve aussi, une fois éliminé *N. paiconeai*, et permet de rassembler *N. lauroi, arnaudi, spinosus, samiri* et *delamarei*, qui ont tous les cinq les gonostyles trilobés (*gonostyles uni- ou bilobés* ; A.6.8.6 ; **7**).

On a vu que dans ce groupe, les trois premières espèces formaient un groupe de parenté (*lauroi*+ *s. str.*) en raison de la structure particulière de leur phallosome. Dans ce groupe, *N. arnaudi* et *spinosus* semblent former un couple d'espèces-sœurs, si l'on en juge par la forte interruption basale de la nervure M4 (*M4 au plus étroitement interrompue à la base* ; A.4.5.14 ; **18**), le parallélisme étant supposé ici avec *N. minimax* et *hodeberti*, qui possèdent le même état de caractère. Il s'y ajoute la forte encoche basale du tergite IX (*tergite IX non ou peu encoché à la base* ; A.6.5 ; **19**). *N. lauroi* se distingue de ces deux espèces par la forme très particulière de son processus gonocoxal, cordiforme et nettement détaché du synsclérite (**20**).

Quant à *N. samiri* et *delamarei*, ils semblent former un couple d'espèces-sœurs si l'on en juge par la très forte émargination basale du synsclérite, ne laissant subsister sur la ligne médiane qu'un étroit pont ventral, l'une des espèces montrant une encoche particulièrement profonde (*N. samiri*, fig. 774), l'autre une encoche moins développée mais un pont gonocoxal plus étroit (*N. delamarei*, fig. 771) (*base du synsclérite faiblement émarginée* ; A.6.7.2 ; **16**).

Le groupe restant (groupe *dureti*+), formé de *N. dureti, hodeberti, minimax* et *punctipes*, est caractérisé par une seule synapomorphie, la très profonde excavation du synsclérite gonocoxal, dans laquelle sont logés les gonostyles, qui se trouvent ainsi presque contigus sur la ligne médiane (fig. 766-769) (*synsclérite non ou peu excavé* ; A.6.8.9 ; **8**), et l'on retrouve ici le troisième groupe mentionné en début d'analyse. Je ne place *N. monostylus* avec ces quatre espèces qu'en désespoir de cause, après l'avoir «promené» dans tous les groupes possibles de *Neoceroplatus*. Caractérisée par un processus gonocoxal exceptionnellement développé, cette espèce, en effet, n'a pas le synsclérite profondément échancré, que ce soit à la base ou à l'apex, et les gonostyles ne sont ni lobés, ni digités (fig. 772). Le seul élément de décision a été ici l'analogie du phallosome, encoché à la base et tuberculé à l'apex, avec celui de *N. minimax* (*cf.* fig. 804-805), qui me conduit à les considérer comme deux espèces-sœurs (phallosome moins découpé ; **15**). On notera aussi que *N. monostylus* partage avec les trois espèces précédentes le grand allongement du tergite IX (*tergite IX plus court* ; A.6.5 ; **9**). Une autre possibilité aurait été de tenir *N. monostylus* comme l'espèce-sœur plésiomorphe de tout le groupe à tubercule gonocoxal, la structure du phallosome et l'allongement du tergite IX étant censés apparus parallèlement chez cette espèce et le groupe *minimax*. Cette hypothèse est presque aussi vraisemblable que l'autre.

La très grande similitude des phallosomes, en large lame sclérifiée à l'apex, de *N. hodeberti* et *punctipes* (fig. 802-803 ; **14**) ne laisse aucun doute sur leur étroite parenté, tandis que *N. dureti* représenterait l'espèce-sœur des quatre autres, dont elle diffère par deux apomorphies exclusives pour le genre, l'épine portée par le lobe gonostylaire ventral (*pas d'épine gonostylaire* ; A.6.8.6 ; **11**) et la différenciation apico-ventrale des lobes gonostylaires (fig. 769) (*lobes gonostylaires différenciés dorso-ventralement* ; A.6.8.6 ; **12**). On peut y ajouter la rupture de la liaison entre tubercule gonocoxal et face ventrale du synsclérite, qui ne reste que membraneuse (*pas de membrane entre tubercule et synsclérite* ; A.6.7.2.3 ; **13**) ; *N. samiri* possède le même état de caractère, mais les genitalia sont par ailleurs si différents que le parallélisme est ici très vraisemblable.

L'hypothèse de phylogénie proposée n'est pas très satisfaisante en raison du placement de *N. monostylus* et des parallélismes supposés. Les *Neoceroplatus* ont jusqu'ici été profondément méconnus, puisque sept espèces sont décrites ici pour la première fois, sur les douze que renferme actuellement le genre. Il faut s'attendre à ce que de nombreuses autres espèces soient découvertes en région néotropicale, qui permettront sans doute de mieux apprécier la variation du genre, et de proposer, je l'espère, une meilleure hypothèse.

Source : MNHN, Paris

GENRE *PLACOCERATIAS* ENDERLEIN (fig. 1190, 1236)

J'ai déjà envisagé les relations phylogénétiques de ce genre à propos des Keroplatidae des Antilles (MATILE, 1982b), alors que je pensais, avec LANE (1950a), que *P. longimanus*, *barettoi* et *imitans* étaient probablement synonymes. Je proposais dans ce travail de considérer *P. longimanus* (avec éventuellement *P. barettoi* et *imitans*) comme le groupe-frère du couple formé par *P. bimaculipennis* et *uaracui*. Après une étude plus détaillée du matériel à ma disposition, et en particulier des holotypes de toutes ces espèces, j'ai pu reconnaître *P. longimanus*, *barettoi* et *imitans*, auxquels s'ajoutent *P. confusus* et *gorgasi*, comme des espèces très voisines mais distinctes, et il est apparu que ma première hypothèse était fondée.

En effet, le couple *P. bimaculipennis-uaracui* est fondé non seulement sur la forte maculation des ailes, indubitablement apomorphe comme je l'écrivais à propos de ces deux espèces en 1982 (*ailes au plus enfumées* ; A.4.2 ; **1**), mais aussi sur la dénudation ventrale de la base du secteur radial (*base du secteur radial ciliée* ; A.4.5.20 ; **2**) et la dilatation apicale des gonostyles, qui portent dans cette région une petite dent triangulaire unique dans le genre (fig. 828-829) (*gonostyles simples à l'apex* ; **3**).

Le groupe *barettoi*+, quant à lui, est très bien individualisé par quatre synapomorphies (**4-7**) :

* Costale abrégée, se terminant nettement avant l'apex de l'aile. *Costale proche de l'apex de l'aile* (A.4.5.2).

* Abdomen fortement annelé. *Abdomen au plus faiblement annelé* (A.5.2).

* Cerques aussi longs que les gonostyles. *Cerques plus courts que les gonostyles* (A.6.4).

* Apodème gonocoxal avec un lobe additionnel spinuleux. *Apodème sans lobe spinuleux* (A.6.9.1) ; comparer fig. 835-836 et 837-841).

Les cinq espèces du groupe *barettoi*+ sont très semblables, mais *P. barettoi* se tient à part du fait que les ailes sont nettement enfumées de brun le long de la marge costale (*ailes hyalines* ; A.4.2 ; **9**). Toujours chez *P. barettoi*, les soies métépisternales sont réduites à un petit groupe d'une dizaine (*une zone à nombreux microchètes serrés* ; A.2.3 ; **10**). Ces deux caractères n'existent chez aucune autre espèce du genre. Chez *P. barettoi* comme chez *bimaculipennis* et *uaracui*, les palpes sont seulement un peu plus longs que la trompe, tandis que chez *P. imitans*, *confusus*, *gorgasi* et *longimanus*, ils atteignent au moins le double de

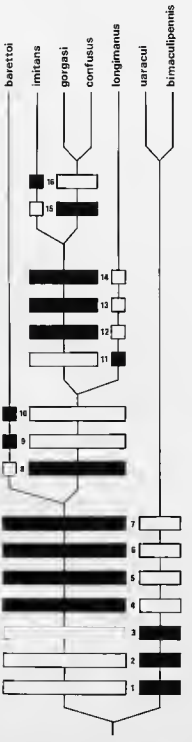


FIG. 1190. — Relations phylogénétiques entre les espèces formant le genre *Placoceratias*. Explications dans le texte.

Source : MNHN, Paris

cette longueur par modification du dernier palpomère. Ce dernier caractère, indubitablement apomorphe (A.1.10 ; **8**), montre que ces quatre espèces forment un groupe monophylétique, *longimanus*$^{+}$, dont *P. barettoi* est l'espèce-sœur.

Au sein de ce groupe, *P. longimanus* se distingue par un état de caractère unique chez les *Placoceratias*, la longueur de la fusion radiomédiane, qui dépasse celle du pétiole de la fourche (*fusion radiomédiane plus courte que le pétiole de la fourche* ; A.4.5.10 ; **11**). Les trois espèces restantes, *P. imitans, confusus* et *gorgasi*, ont en commun le lobe ventral de l'apodème gonocoxal, muni de nombreuses épines serrées, et distinctement séparé par une encoche du lobe dorsal (fig. 831-833, 838-841 ; **13-14**). Cet état de caractère se présente aussi chez *P. barettoi* : j'attribue ce fait au parallélisme. Les spinules du lobe ventral sont nettement plus serrées chez ces trois espèces que chez *P. longimanus*, et cet état est ici tenu comme relativement plus apomorphe. Ajoutons à ces caractères l'allongement du protarse 1 (*protarse I plus court* ; A.3.4.1 ; **12**), qui atteint 2,4 fois la longueur du tibia chez *P. imitans* et 2,6 fois cette longueur chez *P. gorgasi* ; les pattes I manquent sur l'holotype unique de *P. confusus*, et le caractère a ici une valeur prédictive.

De ces trois dernières espèces, deux semblent plus étroitement apparentées ; ce sont *P. confusus* et *gorgasi*, chez lesquels le synsclérite gonocoxal est nettement plus désclérifié que chez *P. imitans* (*synsclérite moins désclérifié* ; comparer fig. 831 et 832-833 ; A.6.7.2.1 ; **15**), où cette zone suit la ligne médiane. Ce dernier se distingue de toutes les autres espèces du genre par son apodème gonocoxal élargi et relevé en un lobe triangulaire saillant et pointu (*apodème non élargi en lobe saillant* ; **16**).

Cette hypothèse de phylogénie semble bien étayée et n'implique pas de parallélismes majeurs, comme le montre la matrice des caractères. En tout cas, aucune hypothèse contradictoire ne m'a paru plus économique.

Genre *Platyroptilon* Westwood

Dans mon travail de 1986 (Matile, 1986b), je n'avais pu fournir d'hypothèse de phylogénie argumentée pour ce genre. Quatre espèces néotropicales, en effet (*P. inca, penai, vockerothi* et *lanei*), ne m'étaient connues que par leur description originale, excellente sur le plan systématique mais pas assez détaillée pour une analyse phylogénétique. D'autre part, une espèce de Malaisie et une autre de Papouasie-Nouvelle-Guinée n'étaient représentées que par le sexe femelle. J'ai pu depuis recevoir le mâle de l'espèce néo-guinéenne, ainsi que ceux de deux espèces orientales inédites. Il m'est donc maintenant possible de proposer une hypothèse de phylogénie plus détaillée pour les représentants oriento-australasiens du genre.

Il était tentant dans ce genre d'utiliser le nombre et la prolongation des flagellomères antennaires, variables comme on l'a vu page 314, pour effectuer les premières dichotomies. Le nombre primitif de flagellomères, qui est de 14 (A.1.9.3), se rencontre chez deux *Platyroptilon* seulement, *P. zernyi* et *lanei*. Tous les autres en ont moins et possèdent sans aucun doute l'état apomorphe de ce caractère. La diminution a pu se faire par fusion, si l'on se réfère à l'aspect d'un exemplaire de *P. vockerothi* possédant dix flagellomères (Duret, 1979 : fig. 22a).

Il est moins évident de savoir si le fait qu'une partie seulement des flagellomères présents soient prolongés ventralement représente une apomorphie ou une plésiomorphie, autrement dit si la prolongation ventrale est apparue après la perte des flagelles terminaux, en même temps ou avant. Comme tous les flagellomères sauf le dernier sont prolongés chez *P. zernyi* et *lanei* (fig. 894-896), on peut penser que le dernier cas est le plus probable. L'état primitif de l'antenne des *Platyroptilon* serait donc de 14 flagellomères, dont 13 pectinés, et la non-pectination d'un certain nombre de flagellomères serait secondaire.

En raison de la nature clinale de ces états de caractères, et leur prise en compte dès la base d'un cladogramme entraînant de nombreuses synapomorphies contradictoires, j'en ai fait abstraction dans l'hypothèse de départ. J'ai pu constater alors que les *Platyroptilon* se divisaient assez aisément en deux groupes présumés monophylétiques. L'un rassemble les espèces oriento-australasiennes, l'autre les espèces néotropicales. Je propose de nommer les premières groupe *collessi*$^{+}$, les dernières groupe *miersii*$^{+}$.

Source : MNHN, Paris

Groupe *collessi*+ (fig. 1191, 1247)

Ce groupe est bien caractérisé par cinq synapomorphies (**1-5**), dont trois (**3-5**) sont citées ici pour la première fois.

* Ailes distinctement tachées, la marge antérieure portant deux fenêtres. *Ailes claires, au plus enfumées avec des taches diffuses* (A.4.2).
* Soies scutellaires discales clairsemées. *Soies scutellaires discales serrées* (A.2.2.2).
* Pas d'éperon et de peigne tibial externe II. *Un éperon et un peigne externe II* (A.3.3.3).
* Microchètes alaires longs, fins et courbés. *Microchètes alaires courts et droits* (A.1.9.3).
* Yeux largement émarginés au-dessus des antennes. *Yeux faiblement émarginés* (A.1.5).

Il faut noter que *P. zernyi* possède lui aussi des microchètes antennaires hérissés et courbés. Comme cette espèce partage avec les autres représentants néotropicaux du genre, à microchètes normaux, deux autres apomorphies, le parallélisme est ici présumé. Les ailes de *P. lanei* portent des taches diffuses, moins nettes que dans le groupe *collessi*+.

L'espèce malaise, dont les genitalia mâles sont inconnus, se distingue de tous les autres *Platyroptilon* par sa fusion radiomédiane dépassant le double de la longueur du pétiole (*fusion radiomédiane au plus un peu plus longue que le pétiole*) (A.4.5.10 ; **8**). On a déjà signalé la variabilité de cette longueur dans le genre, mais il s'agit ici d'un état allant du simple au double, et je pense donc justifié de le tenir comme une autapomorphie de l'espèce, qui représenterait donc ainsi le groupe-frère des quatre autres. La découverte du mâle testera bien entendu cette hypothèse.

Les quatre autres espèces, *P. collessi, papua, scurror* et *kirkspriggsi*, se distinguent de l'espèce malaise, en plus de la plésiomorphie de la fusion radiomédiane, par la modification de la marge interne des gonostyles mâles ; ceux-ci, en effet, portent une dent subapicale, ou bien la marge est plus ou moins élargie et porte à ce niveau des soies modifiées. Il est légitime de penser qu'il s'agit là de deux états évolués divergents, à partir du même état plésiomorphe où la marge gonostylaire est simple (**9**). On peut ajouter à la caractérisation du groupe deux synapomorphies (**10-11**), qui ne portent que sur la coloration.

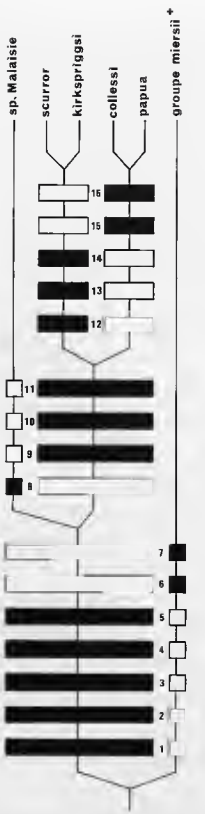


FIG. 1191. — Relations phylogenétiques entre les espèces de *Platyroptilon* du groupe *collessi*+. Explications dans le texte.

Source : MNHN, Paris

* Marge interne des gonostyles modifiée en dent ou en lobe spinuleux. *Marge gonostylaire simple* (A.6.8.7).

* Marge postérieure de l'aile colorée. *Marge postérieure hyaline* (A.4.2).

* Hanches II-III tachées. *Hanches II-III non tachées.*

Ce dernier caractère a déjà été discuté au sujet du thorax (A.2.2.1) et de l'aile (A.4.2) ; il me semble de valeur générale, mais ne répond cependant pas ici au critère de répartition, car tous les autres *Platyroptilon* ont les hanches plus ou moins tachées.

Si l'on considère les modifications gonostylaires comme deux apomorphies divergentes, ces quatre espèces se divisent en deux couples. Le premier est formé par *P. scurror* et *kirkspriggsi*, qui se caractérisent par un état unique dans le genre, la présence d'un lobe gonostylaire basal spinuleux ; s'y ajoutent aussi des caractères de coloration.

* Un lobe gonostylaire interne plus ou moins prononcé, portant des soies modifiées en spinules. *Marge gonostylaire simple, à soies indifférenciées* (**12** ; A.6.8.7).

* Ailes brunies sur le disque. *Ailes hyalines sur le disque* (**13** ; A.4.2).

* Scutum avec des bandes longitudinales bien marquées. *Scutum au plus avec des taches latérales* (**14** ; A.2.2.1).

P. collessi et *papua* se distinguent de toutes les autres espèces du genre par un autre caractère exclusif, la présence d'une dent gonostylaire prè-apicale. On peut y ajouter la couleur des hanches.

* Gonostyle mâle muni d'une dent prè-apicale. *Gonostyle sans dent* (**15** ; A.6.8.7).

* Hanches II-III très largement et fortement brunies. *Hanches II-III au plus tachées de brun clair* (**16** ; *cf.* ci-dessus).

On notera que *P. zernyi, ramicornis* et *mendax* portent des bandes longitudinales scutales, plus nettes chez le premier ; les autres caractères mentionnés ici sont exclusifs pour le genre.

Groupe *miersii*$^{+}$ (fig. 1246)

Par rapport au groupe *collessi*$^{+}$, ce groupe est nettement plus plésiomorphe, puisque sa monophylie ne repose que sur deux synapomorphies présumées (**6-7**) :

* Sillon frontal court, peu profond [74]. *Sillon occipital long et profond* (A.1.2).

* Gonostyles brusquement rétrécis [75]. *Gonostyles progressivement amincis* (A.6.8.5).

Faute d'avoir pu examiner quatre des espèces qui le forment, je ne puis ici, comme en 1986, qu'en donner une hypothèse de parenté préliminaire, qui ne sera pas illustrée par un cladogramme argumenté, et qui ne peut être considérée que comme le point de départ de futures recherches. On a vu plus haut que le nombre primitif de flagellomères chez *Platyroptilon* devait être de 14. Dans ces conditions, *P. mendax, miersii, misionensis* et *ramicornis*, chez lesquels ne subsistent que dix flagellomères, pourraient former un groupe monophylétique, le sous-groupe *miersii*$^{+}$ *s. str.* Celui-ci s'opposerait au sous-groupe *lanei*$^{+}$, formé de *P. vockerothi, lanei, penai, inca* et *zernyi*, à flagellomères plus nombreux, mais qui sont également porteurs d'une synapomorphie en la perte de l'ocelle médian (A.1.4).

Au sein du sous-groupe *miersii*$^{+}$, *P. ramicornis* et *mendax*, forment peut-être un couple, si l'on se fonde sur la présence chez eux de bandes scutales (A.2.2.1), le parallélisme étant supposé ici avec *P. zernyi*. Il pourrait s'opposer à un couple formé de *P. miersii* et *misionensis*, mais je n'ai trouvé pour ceux-ci aucune synapomorphie exclusive pour le groupe.

Dans le sous-groupe *lanei*$^{+}$, l'espèce nominative occupe une place à part en raison de l'absence de soie apicale sur les prolongations ventrales des flagellomères ; cette soie est présente chez toutes les autres espèces du genre. Je pense qu'il s'agit ici d'une perte, et non d'une plésiomorphie, cette soie existant non seulement chez tous les autres *Platyroptilon*, mais également chez d'autres genres à antennes pectinées (*Duretina, Hikanoptilon*) [76]. *P. lanei* est encore

74. Caractère non observé chez les quatre espèces décrites par DURET en 1979.
75. Caractère peu prononcé chez *P. lanei*.
76. Dans ce cas, la condition existant chez *Ctenoceridion* et *Tolletia*, où cette soie est absente, serait relativement apomorphe.

Source : MNHN, Paris

remarquable par ses ailes tachées, sa fusion radiomédiane faible et courte et son protarse 1 plus court que le tibia correspondant. Le premier de ces états de caractères est apomorphe (A.4.2), les deux derniers plésiomorphes (A.3.4.1 ; A.4.5.10). L'espèce se distingue enfin par ses gonostyles amincis, mais dépourvus d'un processus apical vraiment distinct. Elle représente sans doute l'espèce-sœur plésiomorphe du reste du groupe.

Dans celui-ci, un couple semble formé par *P. inca* et *penai*, chez lesquels la partie apicale amincie du gonostyle est nettement séparée de la partie basale, elle-même élargie (fig. 860-861). Un autre couple pourrait être représenté par *P. zernyi* et *vockerothi*, dont les gonostyles portent chez le premier un lobe dorsal bien développé (fig. 857-858), chez le deuxième un lobe dorsal faible, mais muni d'une « ampoule » claire (fig. 859). Je n'ai cependant aucun élément permettant de décider si ces deux couples sont plus étroitement apparentés entre eux qu'avec *P. lanei*, si ce n'est en les opposant aux plésiomorphies de ce dernier.

Genre *Rocetelion* Matile (fig. 1192)

L'hypothèse de phylogénie émise à propos de ce genre en 1986 a déjà été mentionnée plus récemment (Matile, 1988b). Bien que sur les quatre espèces qu'il renferme, *R. fenestrale*, *humerale*, *fasciatum* et *fasciolum*, la dernière ne soit connue que par le sexe femelle, elles se répartissent cependant aisément en deux couples d'espèces-sœurs. Le premier, formé de *R. fenestrale* et *humerale*, est surtout fondé sur des caractères des genitalia mâles, tandis que le second est évidemment basé sur des caractères non génitaux. L'hypothèse très simple émise ci-dessous sera bien entendu testée par la découverte du mâle de *R. fasciolum*.

Le couple *R. fasciatum-fasciolum* est basé sur les cinq synapomorphies suivantes (**1-5**) :

* Ocelles latéraux éloignés de la marge oculaire par au plus 1,5 fois leur propre diamètre. *Ocelles plus proches du sommet de la tête* (A.1.4).

* Basisternite dénudé sur le disque. *Basisternite cilié sur le disque* (A.2.1.4).

* Pas de soies scutellaires discales. *Des soies scutellaires discales* (A.2.2.2).

* Pas de soies coxales postérieures III. *Des soies coxales postérieures* (A.3.1.3).

* Fusion radiomédiane environ aussi longue que le pétiole de la fourche. *Fusion radiomédiane plus courte que la fourche* (A.4.5.10).

Quant au couple *R. fenestrale-humerale*, ses synapomorphies sont les suivantes (**6-9**) :

* Métépisterne fortement bruni. *Métépisterne concolore au reste des pleures* (*cf.* A.2.2.1).

* Mâle : zone membraneuse gonocoxale élargie en triangle à l'apex. *Zone membraneuse gonocoxale non élargie* (A.6.7.2.1).

* Mâle : spinules gonocoxales apicales nombreuses et serrées. *Spinules moins nombreuses et plus espacées* (A.6.7.3).

* Mâle : gonostyles arrondis à l'apex. *Gonostyles pointus à l'apex*.

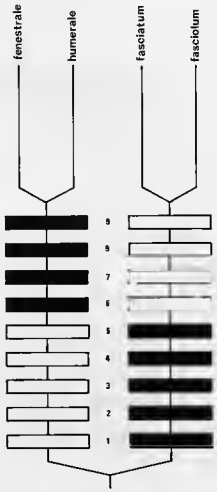


Fig. 1192. — Relations phylogénétiques entre les espèces formant le genre *Rocetelion*. Explications dans le texte.

Source : MNHN, Paris

En ce qui concerne le dernier caractère, il n'a pas été étudié dans l'analyse. J'ai ici utilisé le critère de répartition, la forme arrondie étant, et de beaucoup, la moins commune chez les *Keroplatini* à gonostyles non lobulés ou digités.

L'hypothèse de phylogénie adoptée est certainement la plus économique. Comme le montre la matrice des caractères, elle entraîne cependant un certain nombre de parallélismes, mais aucun d'entre eux ne semble improbable.

Genre *Setostylus* n. gen. (fig. 1197, 1249)

Les *Setostylus* forment un groupe d'espèces très proches, chez lesquelles le parallélisme semble s'être donné libre jeu. Il est cependant possible de répartir les neuf espèces du genre en trois groupes fort probablement monophylétiques, *pictipennis*$^+$, *innotatus*$^+$ et *bispinosus*$^+$.

Groupe *pictipennis*$^+$

Ce groupe comprend quatre espèces néotropicales de *Setostylus* : *S. bellulus, bifidus, pictipennis* et *singularis*. Il est caractérisé par trois synapomorphies (**9-11**) :

* Pas de macrochètes antérieurs au tibia III. *Des macrochètes antérieurs III* (A.3.3.2).

* Mâle : gonostyles rétrécis non seulement l'apex, comme dans les autres espèces du groupe, mais aussi à la base. *Gonostyles larges à la base.*

* Mâle : paramères ventraux fortement élargis (fig. 1193, 1195). *Paramères ventraux en baguette* (fig. 1194) (A.6.9.2.6).

Remarque. — Le rétrécissement basal des gonostyles est considéré ici comme apomorphe au même titre que le rétrécissement apical (A.6.8.5).

Au sein de ce groupe, *S. pictipennis* se distingue d'abord par ses ailes vivement colorées (A.4.2), mais c'est aussi le cas de *S. abdominalis*, et bien que le parallélisme ne fasse ici aucun doute, le caractère n'a pas été inclus dans le cladogramme. Trois apomorphies uniques et exclusives (**12-14**) s'ajoutent à ce caractère :

* Mâle : synsclérite gonocoxal désclérifié en longue encoche irrégulière. *Synsclérite désclérifié en petite encoche régulière* (A.6.7.2.1).

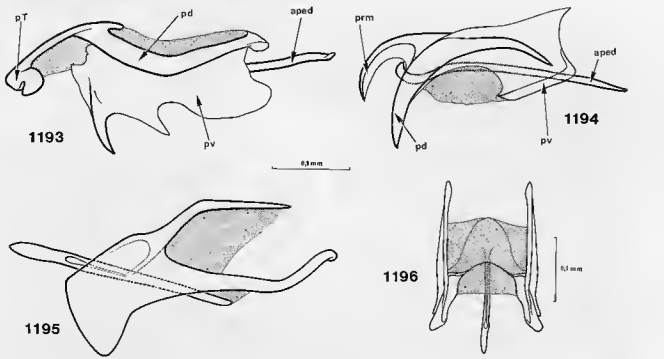


Fig. 1193-1196. — Phallosome des *Setostylus* : 1193, *S. pictipennis* n. sp., vue latérale ; 1194, *S. rufobrunneus* n. sp., ♂ ; 1195, *S. bifidus* n. sp., ♂ ; 1196, *id.*, vue dorsale.
aped : apodème de l'édéage ; *pd* : paramère dorsal ; *prm* : processus médian ; *pT* : processus en T ; *pv* : paramère ventral.

Source : MNHN, Paris

* Mâle : paramères dorsaux de l'édéage prolongés en T à l'apex. *Paramères non prolongés à l'apex* (A.6.9.2.5).

* Mâle : ces mêmes paramères avec des processus ventraux pointus. *Paramères sans processus* (A.6.9.2.5).

Par contraste, les espèces restantes du groupe, *S. bifidus*, *bellulus* et *singularis*, ne sont caractérisées que par une synapomorphie relativement faible, l'allongement des spinules préapicales ventrales du synsclérite gonocoxal (*spinules courtes*) (**15** ; A.6.7.3).

De ces trois espèces, deux semblent plus étroitement apparentées par un caractère exclusif pour le genre, la perte de l'ocelle médian (*trois ocelles*) (**17** ; A.1.4) ; ce sont *S. bifidus* et *singularis*. *S. bellulus* s'oppose à ce couple d'espèces-sœurs par l'apomorphie unique de l'allongement de l'éperon antérieur du tibia **I**, qui atteint trois fois la largeur apicale de ce tibia (*Éperon I au plus double de la largeur apicale du tibia*) (**16** ; A.3.3.3).

Groupe *innotatus*$^+$

Ce groupe est formé de *S. abdominalis* (Japon), *innotatus* (Sumatra) et *stubbsi* (Malaisie). Sa monophylie paraît bien appuyée par quatre synapomorphies (**5-8**) :

* Scape antennaire prolongé par un bec ventral. *Scape globuleux* (A.1.9.1).

* Pédicelle antennaire prolongé par un bec ventral. *Pédicelle discoïde* (A.1.9.2).

* Mâle : digitation gonostylaire courte. *Digitation gonostylaire longue* (j'ai utilisé ici le critère de rareté, toutes les autres espèces du genre ayant cette digitation plus longue).

* Mâle : une longue soie apicale sur le lobe gonostylaire. *Pas de longue soie gonostylaire apicale* (A.6.8.8).

Dans ce groupe, *S. abdominalis* et *stubbsi* semblent former un couple d'espèces-sœurs en raison du raccourcissement de la nervure sous-costale, qui ne dépasse pas le niveau de la base de la fourche médiane, alors qu'elle atteint au moins celui du milieu chez les autres *Setostylus* (**18** ; A.4.5.3). *S. innotatus* s'oppose à toutes les autres espèces par ses tibias postérieurs porteurs d'un large anneau basal brun (**19** ; *cf.* A.2.2.1).

Groupe *bispinosus*$^+$

Ce groupe ne contient que le couple formé par *S. bispinosus* et *rufobrunneus*, tous deux décrits de Malaisie. Sa monophylie semble bien étayée par deux synapomorphies uniques et exclusives pour le genre, la perte des macrochètes flagellaires ventraux (*des macrochètes ventraux*) (**1** ; A.1.9.3) et la disparition de la liaison antérieure des paramères dorsaux de l'édéage (*paramères dorsaux reliés à l'apex par un pont transversal*) (**2** ; A.6.9.2.5). On peut y ajouter la perte des soies scutellaires discales (*des soies scutellaires discales*) (**3** ; A.2.2.2), qui s'est certainement produite par parallélisme chez *S. bifidus*.

Dans ce couple d'espèces-sœurs, *S. bispinosus* est nettement la plus apomorphe par la présence d'un lobe gonostylaire dorsal porteur de nombreuses spinules (A.6.8.6), les deux fortes épines gonostylaires basales (A.6.8.7) et la réduction de la nervure anale (A.4.5.17) ; ici encore le parallélisme est supposé, pour le dernier caractère, avec *S. bifidus*, dont l'anale est également réduite. *S. rufobrunneus* se distingue par la digitation apicale médiane du distiphallus, non homologue de la digitation en T de *S. pictipennis*, puisque cette dernière est formée par les paramères dorsaux soudés à l'apex, alors que ces paramères sont indépendants chez *S. rufobrunneus* (fig. 1193-1196).

Relations entre groupes

Un seul élément permet de décider que l'un des trois groupes de *Setostylus* reconnus est plus étroitement apparenté à l'un des deux autres : il s'agit de la perte de la plus grande partie des macrochètes de la nervure anale (A.4.5.20). Cet état, relativement peu apomorphe, est partagé par le groupe *pictipennis*$^+$ et le groupe *innotatus*$^+$ (**4**).

Cette hypothèse de phylogénie est exprimée par le cladogramme de la figure 1197. L'examen de la matrice de 39 des caractères étudiés montre cependant que cette hypothèse, la plus économique, implique de nombreux parallélismes ou régressions. On a la certitude que nombre de ces évolutions parallèles se sont souvent produites dans d'autres groupes de Keroplatidae : raccourcissement des palpes, diminution de la taille de

Source : MNHN, Paris

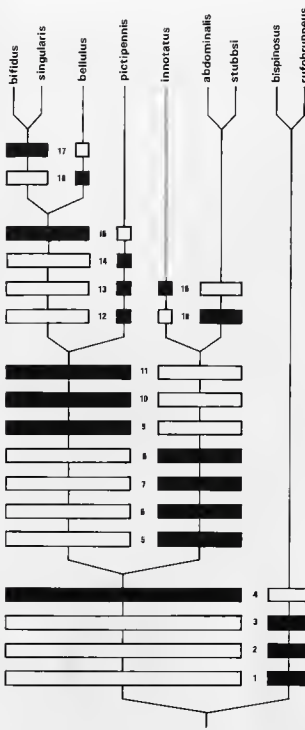


FIG. 1197. — Relations phylogénétiques entre les espèces formant le genre *Setostylus*. Explications dans le texte.

l'ocelle médian, apparition de taches alaires, perte des macrochètes tibiaux, etc. Deux caractères génitaux sont plus embarrassants. Le premier est la présence d'un petit processus gonostylaire dorsal chez *S. bifidus*, les trois espèces du groupe *innotatus*⁺, et chez *S. bispinosus*. Selon l'hypothèse émise ici, ce processus aurait dû apparaître indépendamment à trois reprises. On notera cependant, en ce qui concerne *S. bispinosus*, que chez cette espèce le processus est en position plus basale que chez les autres, et porte de nombreuses spinules. Le lobe des espèces du groupe *innotatus* est une large digitation ciliée et munie d'une longue soie apicale, tandis que celui de *S. bifidus* n'est qu'un petit processus auriculaire. L'apparition de ce lobe pourrait donc faire partie du potentiel génétique du genre et s'être matérialisée trois fois sous des formes légèrement différentes. L'autre caractère est l'absence de soies gonostylaires internes modifiées chez *S. pictipennis*. Ceci peut être le fait d'une régression chez cette espèce par ailleurs fortement apomorphe, sinon, il faut postuler que les soies gonostylaires se sont épaissies indépendamment à trois reprises.

GENRE *TERGOSTYLUS* MATILE (fig. 1202)

L'émission d'une hypothèse de phylogénie pour les espèces de ce genre est grandement facilitée par le fait qu'un groupe s'impose, celui formé par *T. alberti, couturieri* et *plokiophilus*, dont les genitalia mâles sont caractérisés par la présence d'une paire de soies endophalliques (**14** ; A.6.9.2.8). Bien qu'anatomiquement situées comme les « paramères » des Bolitophilidae, elles ne sauraient en être homologues, puisqu'il s'agit de véritables soies, dont la base d'insertion est typique, et non d'apodèmes. Ces soies endophalliques sont uniques chez les Keroplatidae, et un bref survol de la littérature ne m'a pas fourni de citation de tels organes chez les Nématocères. Nul doute, dans ces conditions, que nous soyons ici en présence d'une très forte apomorphie. Par conséquent, toute hypothèse de phylogénie qui n'incluerait pas *T. alberti, couturieri* et *plokiophilus* en tant que groupe monophylétique (groupe *couturieri*⁺) devrait être rejetée, d'autant que ces trois espèces partagent un autre caractère unique et exclusif, les cavités paires, hémisphériques, profondes, situées de part et d'autre du distiphallus (*cavités distiphalliques peu profondes ou nulles*) (**15** ; A.6.9.2.9).

Au sein de ce groupe, *T. alberti* et *plokiophilus* possèdent deux synapomorphies portant sur les

Source : MNHN, Paris

genitalia et la coloration antennaire (**16-17**). Elles semblent donc former un couple d'espèces-sœurs.

* Les deux flagellomères antennaires apicaux d'un jaune vif, tranchant sur la coloration brune du reste du flagelle. *Flagelle unicolore* (A.1.9.3).

* Mâle : soies endophalliques très longues. *Soies endophalliques courtes* (A.6.9.2.8).

Ces deux caractères sont uniques et exclusifs dans le genre. *T. couturieri*, dont le flagelle antennaire est unicolore et les soies endophalliques courtes, s'oppose au couple *alberti-couturieri* par trois apomorphies (**18-20**), également uniques :

* Ocelle médian punctiforme. *Ocelle médian grand* (A.1.4).

* Mâle : tergite IX fortement sclérifié à l'apex. *Apex du tergite IX pas plus sclérifié que le reste* (A.6.5).

* Mâle : gonocoxopodites avec une lame spinuleuse triangulaire dorsale. *Gonocoxopodites sans lame dorsale spinuleuse* (A.6.7.1).

Le groupe *couturieri*+ partage quatre synapomorphies (**4-7**) avec *T. brevistylus* et *incolumis* :

* Mâle : tergite IX portant deux processus apicaux terminés par une forte sclérification punctiforme ; ces processus sont situés côte à

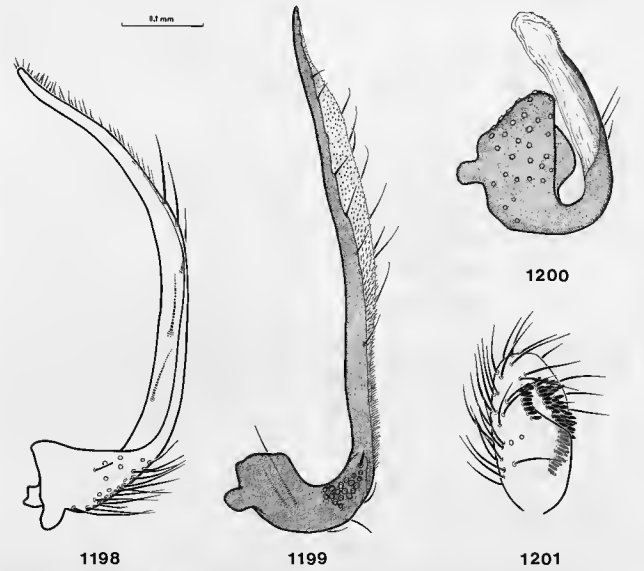


FIG. 1198-1201. — Gonostyles des *Tergostylus*, vue ventrale, sauf fig. 1201, dorsale : 1198, *T. plokiophilus* (Mat.) ; 1199, *T. incolumis* (Mat.) ; 1200, *T. brevistylus* (Mat.) ; 1201, *T. alberti* (Toll.).

Source : MNHN, Paris

côte, sauf chez *T. couturieri*, où ils sont largement écartés. *Tergite IX simple* (A.6.5).

* Mâle : synsclérite gonocoxal portant des brosses spinuleuses au bord dorsal. *Synsclérite sans brosses spinuleuses* (A.6.7.1).

* Mâle : synsclérite profondément échancré à la base. *Synsclérite très faiblement échancré* (A.6.7.2).

* Mâle : distiphallus muni de nombreux microchètes apicaux et de cavités latérales. *Distiphallus sans microchètes ni cavités latérales* (A.6.9.2.9).

Remarque. — Les cavités distiphalliques sont largement ouvertes ventralement chez *T. brevistylus* et *incolumis*, et non hémisphériques comme dans le groupe *couturieri*+. On notera également la grande taille des cerques mâles, dont l'insertion est reportée à la face ventrale du tergite IX (A.6.4), et qui dépasse latéralement de ce tergite chez toutes les espèces de ce groupe sauf *T. couturieri* ; peut-être la condition de cette dernière espèce est-elle le fruit d'une régression, auquel cas il s'agirait d'une synapomorphie supplémentaire du groupe *couturieri*+-*brevistylus*.

Il semble peu douteux que ce groupe soit monophylétique. En son sein, *T. brevistylus* partage avec le groupe *couturieri*+ la forte réduction des macrochètes flagellaires ventraux des antennes (**11** ; A.1.9.3) ; *macrochètes ventraux presque aussi longs que les dorsaux* chez *T. incolumis* ; *T. flavifemoratus* partage aussi cet état de caractère, et je postule ici le parallélisme. Le groupe *couturieri*+ et *T. brevistylus* ont aussi en commun la réduction de l'éperon externe II, qui ne dépasse pas la largeur apicale du tibia. *Éperon externe II plus long* (**12** ; A.3.3.3). Je considère donc *T. brevistylus* comme l'espèce-sœur du groupe *couturieri*+, espèce caractérisée par le raccourcissement de la partie amincie de ses gonostyles (**13**). *T. incolumis* se singularise, par rapport aux autres espèces, par trois apomorphies (**8-10**) :

* Ocelles latéraux réduits. *Ocelles latéraux grands* (A.1.4).

* Mâle : aire spinuleuse gonostylaire grande. *Aire spinuleuse gonostylaire petite.*

* Mâle : brosse gonocoxale spinuleuse, pédonculée et située en position submédiane. *Brosse gonocoxale non pédonculée, apicale* (cet état de

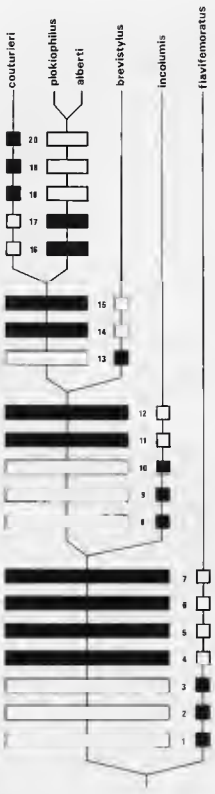


FIG. 1202. — Relations phylogénétiques entre les espèces formant le genre *Tergostylus*. Explications dans le texte.

Source : MNHN, Paris

caractére a été tenu comme apomorphe en fonction du critère de complexité).

Le groupe formé par ces cinq espèces rassemble cependant, et pratiquement par obligation en raison des soies endophalliques et des cavités du phallosome, une espéce á gonostyles ovoïdes et très petits, *T. alberti* (fig. 1201), deux espéces á gonostyles larges á la base, puis trés fortement amincis en un long processus, *T. plokiophilus* et *incolumis* (fig. 1198-1199), une espèce à gonostyles intermédiaires, *T. brevistylus* (fig. 1200), tandis que *T. couturieri* (fig. 963) a des gonostyles normalement développés. L'examen de cet organe permet de reconstituer un morphocline d'amincissement par désclérification allant d'un gonostyle aminci, mais entiérement sclérifié, chez *T. plokiophilus*, puis à un gonostyle partiellement désclérifié sur toute la partie amincie chez *T. incolumis*, et enfin á un gonostyle raccourci, désclérifié latéralement et à l'apex chez *T. brevistylus*. Il est permis d'imaginer la poursuite de la désclérification telle qu'elle apparaît chez *T. brevistylus*, conduisant à ne laisser subsister que la partie basale de l'appendice, comme chez *T. alberti*. Dans ces conditions, l'état des gonostyles de cette dernière espéce ne serait pas causé par un simple raccourcissement, mais par la réalisation de l'extrême du morphocline démontré par les autres espéces. Comme il s'agirait alors d'étapes différentes, clinales, l'état des gonostyles de *T. alberti*, *plokiophilus* et *couturieri*, à première vue si différents, se trouve beaucoup moins en contradiction avec l'hypothése, fondée sur les soies endophalliques, que ces trois espéces forment un groupe monophylétique.

Un autre point notable est que chez *T. alberti* la brosse spinuleuse gonocoxale est nettement moins étendue que chez les quatre autres espéces. Il y a là ou réversion chez *T. alberti*, ou parallélisme de développement chez les autres. La première hypothése, oú la régression serait corrélée avec celle du gonostyle lui-même, est la plus vraisemblable.

Enfin, *T. flavifemoratus* s'oppose á toutes les autres espèces de *Tergostylus*, dont il représente le groupe-frére, par trois autapomorphies (**1-3**) :

* Mâle : tergite IX avec des digitations apicales. *Tergite IX sans digitations* (A.6.5).

* Mâle : un pseudostyle gonocoxal long, pointu et dénudé. *Pas de pseudostyle gonocoxal* (A.6.7.5).

* Mâle : gonostyles dédoublés en deux lames accolées. *Gonostyles non dédoublés* (A.6.8.4).

L'hypothèse de phylogénie du genre est résumée par le cladogramme de la figure 1202.

GENRE *XENOKEROPLATUS* n. gen. (fig. 1203)

Les trois espéces formant ce genre, *X. steffani*, *filitarsis* et *riparius*, sont de toute évidence trés étroitement apparentées, et je n'ai trouvé que trés peu de caractéres variant chez elles de façon significative (voir matrice).

X. filitarsis et *steffani* partagent trois états apomorphes de caractéres (**2-4**) :

* Éperon tibial antérieur plus court que la largeur apicale du tibia. *Éperon tibial plus long* (A.3.3.3).

* Protarses II-III atteignant presque, ou dépassant, le double de la longueur des tibias correspondants. *Protarses II-III ne dépassant pas 1,5 fois la longueur des tibias* (A.3.4).

* Mâle : hypoprocte membranisé sur le disque. *Hypoprocte entiérement sclérifié et cilié* (A.6.3).

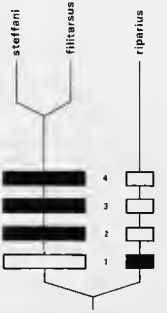


FIG. 1203. — Relations phylogénétiques entre les espéces formant le genre *Xenokeroplatus*. Explications dans le texte.

Source : MNHN, Paris

On aurait donc toutes raisons de les considérer comme deux espèces-sœurs, auxquelles *X. riparius* s'opposerait par la position relativement apomorphe de R4, plus proche de R1 que chez les deux autres (**1** ; A.4.5.8), si *X. steffani* et *riparius* ne partageaient une forte apomorphie en la présence sur les genitalia mâles d'un tubercule ventral porteur d'un ou deux peignes spinuleux (A.6.7.2.3).

Le principe d'économie me conduit à choisir la première hypothèse, d'autant que *X. filitarsis* et *steffani* sont tous deux de Papouasie-Nouvelle-Guinée, alors que *X. riparius* provient des Iles Salomon. Une relation d'espèces-sœurs entre *X. steffani* et *riparius* n'en est pas exclue pour autant, étant donné en particulier que deux des trois synapomorphies présumées entre *X. filitarsis* et *steffani* sont de nature clinale. Il existe certainement dans la région australasienne d'autres espèces de *Xenokeroplatus*, qui pourront peut-être nous éclairer sur la possibilité d'évolution parallèle des caractères pris en compte. L'hypothèse de phylogénie provisoirement favorisée est exprimée par le cladogramme de la figure 1203.

Relations phylogénétiques au niveau générique (fig. 1204)

Les *Keroplatini* forment un groupe de parenté où le parallélisme semble s'être donné libre cours, et il convient de se montrer vigilant à cet égard dans l'émission d'une hypothèse de phylogénie. Une première tentation serait de prendre en compte la forte apomorphie que représente la pectination des antennes (A.1.9.3), première dichotomie des clés d'identification des genres, et de former ainsi un groupe renfermant *Ctenoceridion, Duretina, Hikanoptilon, Platyroptilon* et *Tolletia*. J'ai déjà souligné (Matile, 1981c ; A.1.9.3) qu'il s'agissait là d'une tendance évolutive propre aux Keroplatinae, et qui avait dû apparaître à plusieurs reprises. En effet, certains genres à antennes pectinées sont manifestement plus proches de genres à antennes simples, notamment *Ctenoceridion* et *Heteropterna*, comme on le verra plus loin. La matrice des caractères montre à l'évidence qu'un tel groupement serait loin d'être le plus économique. Il en va de même si l'on tente d'utiliser deux caractères classiques dans les clés de détermination, la dénudation des latérotergites (A.2.2.4) et la disposition régulière des microchètes tibiaux (A.3.3.1). Il devient par contre relativement facile de mettre en évidence, chez les *Keroplatini*, deux grands groupes de genres, selon toute vraisemblance monophylétiques, si l'on se fonde sur la structure des genitalia mâles, relativement plésiomorphes dans l'un, fortement apomorphes dans l'autre.

J'appellerai groupe *Keroplatus sensu lato* l'ensemble des genres chez lesquels le tube gonocoxal a disparu, la face dorsale du synsclérite s'étant réduite à un mince pont périgonostylaire, qui peut même disparaître complètement (*un tube gonocoxal*) (fig. 1204, **1** ; A.6.7.1). Ce groupe renferme la majorité des genres de la tribu : *Ctenoceridion, Duretina, Euceroplatus, Heteropterna, Keroplatus, Nauarchia, Neoceroplatus, Placoceratias, Platyroptilon, Setostylus, Tergostylus* et *Xenokeroplatus*. Il faudra sans doute ajouter à l'autapomorphie de ce groupe la zone désclérifiée post-occipitale des larves (C.1.6), présente chez tous les genres où celles-ci sont connues.

Le groupe *Tolletia*$^{+}$ comprend les cinq genres restants, *Cerotelion, Mallochinus, Paraceroteliom, Rocetelion* et *Tolletia*. Chez eux, le tube gonocoxal subsiste, plus ou moins bien développé. Fondé *a priori* sur une plésiomorphie, ce groupe porte quand même deux synapomorphies : la forte échancrure marginale des yeux au-dessus de l'insertion des antennes (*yeux au plus faiblement échancrés*) (**2** ; A.1.5), et la modification par sclérification de la face interne des gonostyles (*bord interne des gonostyles pas plus sclérifié que le reste*) (**3** ; A.6.8.7). Cette dernière modification prend d'ailleurs différentes formes : formation d'une rangée de denticules ou d'une lame interne (denticules fusionnés ?), ou encore de deux fortes dents internes. Ces états de caractère sont uniques et exclusifs pour les *Keroplatini*, et la monophylie du groupe *Tolletia*$^{+}$ semble ainsi bien assurée.

Groupe *Tolletia*$^{+}$

Dans ce groupe, le genre afrotropical *Tolletia* se classe immédiatement à part grâce à ses trois autapomorphies, déjà signalées (**4-6**) :

* Réduction et basalisation des transverses tb et mcu. *Transverses grandes et distales* (A.4.5.11).

Source : MNHN, Paris

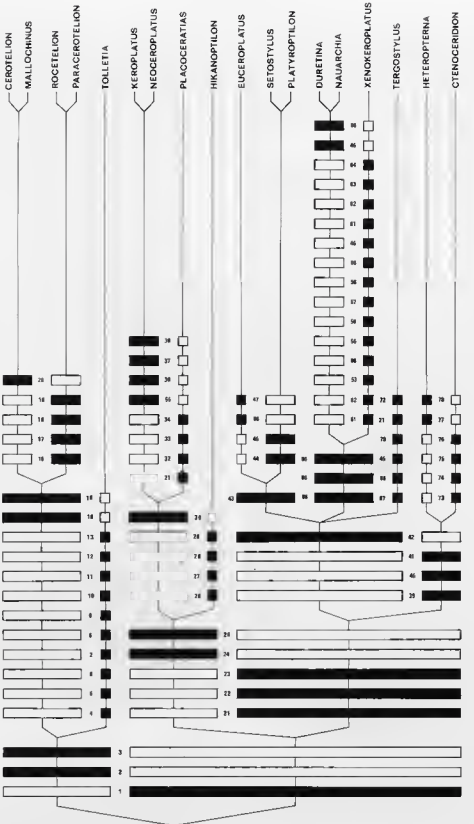


FIG. 1204. — Relations phylogénétiques entre les genres formant la tribu des *Keroplatini*. Explications dans le texte.

Source : MNHN, Paris

* Mâle : hypoprocte prolongé en pointe. *Hypoprocte en plaque simple* (A.6.3).

* Mâle : gonostyles avec une paire de fortes dents médianes. *Dents gonostylaires en position apicale* (A.6.8.7).

S'y ajoutent au moins sept apomorphies uniques pour le groupe *Tolletia*+ (**7-13**), mais apparues indépendamment chez certains membres du groupe *Keroplatus* :

* Antennes pectinées. *Antennes simples* (A.1.9.3 ; *cf. ante*).

* Flagellomères antennaires à macrochètes spiniformes. *Macrochètes antennaires simples* (A.1.9.3 ; modifiés aussi chez les *Ctenoceridion s. str.*).

* Palpes réduits á un seul palpomère. *Deux palpomères* (A.1.10 ; également la majeure partie des genres du groupe *Keroplatus*).

* Trompe réduite, ne dépassant pas le niveau du bord ventral des yeux. *Trompe dépassant le bord ventral des yeux* (A.1.11 ; également *Platyroptilon* et genres alliés).

* Protarses III épaissis. *Protarses III minces et cylindriques* (A.3.4.2 ; aussi quatre genres du groupe *Keroplatus*+).

* Base du secteur radial affaiblie. *Base du secteur radial bien sclérifiée* (A.4.5.5 ; aussi chez *Nauarchia*).

* Mâle : apodème éjaculateur aussi long que le synsclérite gonocoxal. *Apodème éjaculateur plus court que le synsclérite* (A.6.9.2.4 ; encore plus développé chez *Nauarchia*).

L'ensemble formé par les quatre genres restants, *Cerotelion, Mallochinus, Paracerotelion* et *Rocetelion*, ne s'oppose à *Tolletia* que par deux synapomorphies (**14-15**).

* Au plus une paire de soies scutellaires discales. *Disque scutellaire largement ciilié* (A.2.2.2).

* Femelle : sternite VIII totalement ou fortement invaginé. *Au moins le quart du sternite VIII libre* (A.7.2).

On notera que la première de ces apomorphies n'est exclusive que pour le groupe *Tolletia*+, puisque les soies scutellaires discales sont absentes chez les *Ctenoceridion* du sous-genre *Gymnoceridion* et peuvent disparaître chez certaines espèces d'*Euceroplatus, Heteropterna* et *Setostylus*. Quant á la deuxiéme, on n'oubliera pas que la femelle de *Paracerotelion* est inconnue, de même que celle de plusieurs genres du groupe *Keroplatus s. l.* (voir matrice des caractéres).

On peut diviser á leur tour ces quatre genres en deux groupes-frères, l'un formé par *Cerotelion* et *Mallochinus*, l'autre par *Rocetelion* et *Paracerotelion*.

Rocetelion et *Paracerotelion* sont unis par trois synapomorphies uniques pour les *Keroplatini*, et une unique pour le groupe *Tolletia*+ ; elles portent toutes sur les gonostyles mâles (**16-19**) :

* Gonostyles aplatis dorsoventralement. *Gonostyles coniques* (A.6.8.3).

* Bord interne des gonostyles modifié en mince lame sclérifiée. *Pas de lame gonostylaire interne* (A.6.8.7).

* Pas de dents gonostylaires apicales. *Deux dents gonostylaires apicales* (A.6.8.7).

* Gonostyles fissurés longitudinalement (*gonostyles non fissurés*) (A.6.8.4 ; aussi chez *Ctenoceridion* et certains *Heteropterna*).

Probablement la modification en spinules de certaines soies gonocoxales ventrales (A.6.7.3) représente-t-elle aussi une véritable synapomorphie, mais ce dernier caractère, très fréquent chez les Keroplatidae en général, n'a pas été pris en compte dans le cladogramme.

Quant à *Cerotelion* et *Mallochinus*, ils n'ont en commun qu'une synapomorphie exclusive pour les *Keroplatini*, celle des nombreuses petites dents qui garnissent le bord interne des gonostyles (*marge gonostylaire interne simple* (**20** ; A.6.8.7). Si l'on songe que ces denticules pourraient bien représenter l'état le plus primitif de la transformation de la face interne des gonostyles, il est possible que la parenté entre ces deux genres, qui partagent par ailleurs un grand nombre de plésiomorphies, ne soit pas très étroite ; elle demande en tout cas á être plus amplement testée.

Groupe *Keroplatus sensu lato*

Ce grand groupe se divise immédiatement en deux ensembles dont la monophylie ne fait guère de doute. Le premier, en effet, formé de *Keroplatus, Neoceroplatus* et *Placoceratias* (sous-groupe *Placoceratias*+), se distingue de tous les autres Keroplatidae par l'hypopyge mâle, obligatoire-

Source : MNHN, Paris

ment tourné d'au moins 90° (*hypopyge non rotatoire*) (**24** ; A.6). On peut y ajouter l'aplatissement du scutum (*scutum bombé*) (**25** ; A.2.2.1), qui apparaît cependant aussi chez deux genres du groupe suivant, sans aucun doute par parallélisme.

Quant au second, formé de tous les genres restants (sous-groupe *Platyroptilon*), il est caractérisé par trois synapomorphies (**21-23**) non exclusives pour la tribu :

* Perte du deuxième article des palpes. *Deux palpomères* (A.1.10).

* Trompe fortement réduite, ne dépassant pas le bord ventral des yeux. *Trompe plus longue* (A.1.11).

* Latérotergites dénudés. *Latérotergites ciliés* (A.2.2.4).

On a vu que les deux premiers caractères (probablement corrélés) étaient censés être apparus indépendamment chez *Tolletia* ; quant au dernier, il est aussi présent chez trois genres du groupe *Cerotelion*. Il faut noter que la trompe n'est pas si fortement raccourcie dans le genre *Nauarchia* que dans le reste du sous-groupe *Platyroptilon*. J'ai supposé ici que ce genre avait subi un allongement secondaire des pièces buccales, corrélé avec le développement si particulier du labre.

Les genitalia mâles d'*Hikanoptilon* ne sont pas connus, mais comme ce genre ne présente aucune des synapomorphies du sous-groupe *Platyroptilon*, je le rattache provisoirement au sous-groupe *Placoceratias**, dont il se rapproche d'ailleurs par son scutum aplati (**25**) et par sa forte taille ; je n'ai pu établir si ce dernier caractère était plésiomorphe ou apomorphe. Les mâles de ce genre testeront cette hypothèse, selon que leur hypopyge sera inversé ou non.

Sous-groupe *Placoceratias**

Ce sous-groupe renferme un couple de genres manifestement très étroitement apparentés, *Keroplatus* et *Neoceroplatus*, qui présentent trois synapomorphies exclusives pour les *Keroplatini* et portant sur la nervation alaire, et une unique pour le sous-groupe et concernant les genitalia mâles (**35-38**) :

* R4 se terminant sur R1. *R4 se terminant sur C* (A.4.5.8).

* R5 fortement raccourcie. *R5 se terminant vers l'apex de l'aile* (A.4.5.9).

* Cu1b nettement interrompue á l'apex. *Cu1b se terminant à la marge* (A.4.5.15).

* Mâle : hypoprocte entièrement membraneux. *Hypoprocte sclérifié et cilié* (A.6.3 ; aussi dans le sous-groupe *Platyroptilon**, chez *Tergostylus*).

Placoceratias est un genre bien caractérisé par ses trois autapomorphies (**31-33**) :

* Angle postérieur du proépimère bien au-dessus de la suture anapleurale. *Angle postérieur du proépimère au-dessous de la suture* (A.2.1.2).

* Mâle : gonostyles portant des cryptes dorsales. *Pas de cryptes gonostylaires* (A.6.8.6).

* Mâle : moitié apicale des apodèmes gonocoxaux élargie en triangle et portant des macrochètes et des digitations spinuleuses. *Apodèmes gonocoxaux simples et dénudés* (A.6.9.1).

On peut y ajouter la forte réduction de longueur des paramères dorsaux (*paramères dorsaux bien développés*) (**34** ; A.6.9.2.5), unique dans la tribu, sauf pour le genre *Nauarchia*, qui les a entièrement perdus. Je le rattache au couple *Keroplatus-Neoceroplatus* en raison de l'apiculation du dernier flagellomère antennaire (*dernier flagellomère simple*) (**30** ; A.1.9.3). Cette apomorphie est relativement faible et se présente aussi dans le groupe *Cerotelion* (*Mallochinus, Paracerotelion*, certains *Rocetelion*), chez quelques espèces de *Setostylus* et, faiblement, chez les *Heteropterna* du sous-genre *Scrobicula*. La parenté de *Placoceratias* avec *Keroplatus* et *Neoceroplatus* n'est donc probablement pas très étroite.

Enfin *Hikanoptilon* ne montre aucune synapomorphie avec soit *Placoceratias*, soit le couple *Keroplatus-Neoceroplatus*. Je le considère donc comme le groupe-frère des trois autres genres du sous-groupe *Keroplatus*, en attendant que ses genitalia mâles soient connus. Le genre est bien défini par ses deux autapomorphies (**26-27**) et par deux apomorphies non exclusives (**28-29**) :

* Mâle : griffes presque aussi longues que le dernier tarsomère. *Griffes bien plus courtes que le dernier tarsomère* (A.3.4.5.2).

* Face membranisée par les bords latéraux (A.1.7).

Source : MNHN, Paris

* Antennes pectinées. *Antennes simples* (A.1.9.3).

* Pas d'éperons externes III. *Des éperons externes III* (A.3.3.3).

Le troisième caractère, on l'a vu, est apparu à plusieurs reprises, mais *Hikanoptilon* est le seul à le présenter dans le groupe *Hikanoptilon*$^+$, qu'il forme avec *Placoceratias*$^+$; le dernier n'existe encore que dans le genre *Xenokeroplatus*, qui appartient au sous-groupe *Platyroptilon*.

Sous-groupe *Platyroptilon*

Trois ensembles de genres peuvent se distinguer assez aisément dans ce sous-groupe. Le premier est formé par *Euceroplatus, Setostylus* et *Platyroptilon* (*Euceroplatus*$^+$), le deuxième par *Duretina, Nauarchia* et *Xenokeroplatus* (*Xenokeroplatus*$^+$), et le troisième par *Ctenoceridion* et *Heteropterna* (*Heteropterna*$^+$). Le genre *Tergostylus* est plus difficile à classer dans cet ensemble, de même qu'il est assez délicat de déterminer les relations de parenté entre les trois lignées reconnues.

Euceroplatus, Setostylus et *Platyroptilon* sont réunis par leurs gonostyles mâles rétrécis à l'apex et terminés par une longue soie apicale (*apex des gonostyles simples, sans soie particulière*) (**43** ; A.6.8.5). À l'intérieur de ce groupe, *Setostylus* et *Platyroptilon* semblent plus étroitement apparentés entre eux qu'à *Euceroplatus*, si l'on en juge par deux synapomorphies non exclusives (**44-45**) : les soies fémorales ventrales plus longues que les dorsales (*soies ventrales pas plus longues que les dorsales* ; A.3.2), état qui se présente ici et là dans la tribu, et notamment chez *Heteropterna* (voir matrice des caractères), et l'épaississement des protarses III (*protarses III minces, cylindriques* ; A.3.4.2), qui existe aussi chez *Tolletia* et les deux sous-genres nominatifs de la lignée *Heteropterna*$^+$. Le parallélisme est postulé ici, mais en tout état de cause la relation entre *Setostylus* et *Platyroptilon* ne semble pas très étroite.

Quant à *Euceroplatus*, ce genre s'oppose aux deux autres par son autapomorphie, la réduction de la transverse basale (*transverse basale longue*) (**46** ; A.4.5.11) et la dénudation du basisternite (*basisternite ciliè*) (**47** ; A.2.1.4), état de caractère que l'on retrouve également chez *Nauarchia, Xenokeroplatus, Heteropterna* (*Scrobicula*) et *Ctenoceridion* (*Gymnoceridion*), et dont la répartition indique qu'il est forcément apparu à plusieurs reprises dans le sous-groupe *Platyroptilon*$^+$.

Duretina, Nauarchia et *Xenokeroplatus* possèdent en commun trois apomorphies (**48-50**), dont deux uniques pour les *Keroplatini* :

* R1 fortement costalisée. *R1 éloignée de C* (A.4.5.6).

* Aile à lobe anal réduit. *Lobe anal bien développé* (A.4.1).

* Aile à lobe cubital réduit. *Lobe cubital bien développé* (A.4.1) ; aussi chez *Placoceratias*, qui a donc dû développer indépendamment cette apomorphie).

Parmi les trois genres de la lignée *Xenokeroplatus*$^+$, deux semblent former un couple de genres-frères. Ce sont *Duretina* et *Nauarchia*, qui partagent les gonostyles mâles très particuliers, avec la base élargie en lobe quadrangulaire dont la marge interne porte des rangées de spinules (*gonostyles simples et non spinuleux*) (**65** ; A.6.8.6). Ils présentent encore un net aplatissement du scutum (*scutum bombé*) (66 ; A.2.2.1), état apomorphe qui n'apparaît nulle part ailleurs dans le sous-groupe *Platyroptilon*, mais dont on a vu qu'il était aussi caractéristique du sous-groupe *Keroplatus*.

Xenokeroplatus se distingue du couple *Duretina-Nauarchia* par la longue liste de ses autapomorphies, énumérées page 499 (**51-63**) :

* Prothorax fortement rétréci au milieu. *Prothorax non rétréci* (A.2.1.1).

* Bandes fémorales dénudées très larges. *Bandes fémorales absentes ou étroites* (A.3.2).

* Pas de macrochètes tibiaux II. *Des macrochètes tibiaux II* (A.3.3.2).

* Éperons internes II plus courts que la largeur apicale du tibia. *Éperons internes II aussi longs* (A.3.3.3).

* Peignes I et inter-éperons II absents. *Peignes présents* (A.3.3.5).

* Protarses extrêmement allongés. *Protarses pas plus long que les tibias* (A.3.4.1).

* Pas de macrochètes tarsaux ventraux. *Des macrochètes tarsaux ventraux* (A.3.4.4).

* R1 très courte. *R1 atteignant les deux tiers de l'aile* (A.4.5.6).

* Pétiole et base de la fourche médiane effacés. *Pétiole et base de la fourche médiane entiers* (A.4.5.13).

Source : MNHN, Paris

* A1 fortement réduite. *A1 entière* (A.4.5.17).
* Rs dénudée dorsalement. *Rs ciliée* (A.4.5.20).
* Mâle : gonostyles portant des aires spinuleuses très délimitées. *Pas de spinules, ou celles-ci diffuses* (A.6.8.8).
* Mâle : gonostyles très proches de la ligne médiane. *Gonostyles éloignés de la ligne médiane* (A.6.8.9).

On peut encore ajouter à ces autapomorphies la forte régression de Cu2 (*Cu2 longue*) (**65** ; A.4.5.16), qui ne se présente encore, chez les *Keroplatini*, que dans le genre *Cerotelion*.

Heteropterna et *Ctenoceridion* forment eux aussi un groupe uni par trois synapomorphies (**39-41**) :

* Une grande aire sous-scutellaire triangulaire. *Aire sous-scutellaire petite, en bandelette* (A.2.2.3).
* Tibias III épaissis. *Tibias III minces et cylindriques* (A.3.3.6).
* Mâle : pas de paramères ventraux. *Des paramères ventraux* (A.6.9.2.6).

La première de ces synapomorphies est exclusive pour les Keroplatinae, la deuxième pour les *Keroplatini*. La dernière est certainement apparue indépendamment chez *Duretina* et quelques espèces d'*Euceroplatus*.

Comme on l'a vu plus haut (p. 496), une seule autapomorphie caractérise *Heteropterna* ; encore est-elle fort douteuse, puisqu'elle porte sur le mode de construction du cocon nymphal (**77** ; B3). On peut sans doute y ajouter la longueur des soies fémorales ventrales (**78** ; *cf. ante*), mais comme je l'ai déjà écrit, j'ai des doutes sur la valeur de cet ensemble.

De même, *Ctenoceridion* ne possède qu'une seule autapomorphie, mais mieux fondée, puisqu'elle porte sur les genitalia mâles, et plus précisément sur le tergite IX, dont la base est renforcée en arceau et prolongée par un long processus (*tergite IX simple*) (**73** ; A.6.5). Par contre, trois apomorphies supplémentaires, non uniques, peuvent contribuer à étayer l'hypothèse de monophylie du genre (**74-76**) :

* Scape antennaire avec un bec plus ou moins bien développé. *Scape sans bec* (A.I.9.1).
* Antennes pectinées. *Antennes simples* (A.1.9.3).
* Éperons tibiaux internes II à peine plus longs que la largeur apicale des tibias. *Éperons bien plus longs que cette largeur* (A.3.3.3).

Pour la lignée *Heteropterna*$^+$, ces apomorphies sont exclusives, mais elles apparaissent çà et là dans le sous-groupe *Platyroptilon*.

La place de *Tergostylus*, je l'ai dit, est difficile à trouver dans le système de ces trois groupes. Le genre est bien caractérisé par ses cinq synapomorphies exclusives pour les *Keroplatini* (**67-71**) :

* Femelle : palpes beaucoup plus développés que chez les mâles. *Palpes égaux dans les deux sexes* (A.1.10).
* Mâle : des aires gonocoxales spinuleuses dorsales ou latérodorsales. *Pas d'aires gonocoxales spinuleuses, ou des aires ventrales* (A.6.7.1).
* Mâle : apodèmes gonocoxaux élargis en lame et formant un processus médian. *Apodèmes simples* (A.6.9.I).
* Mâle : édéage avec des cavités distales. *Edéage sans cavités* (A.6.9.2.9).
* Femelle : valves hypogyniales très développées. *Valves hypogyniales courtes* (A.7.2).

On peut encore y ajouter l'hypoprocte entièrement membraneux (*hypoprocte entièrement sclérifié et cilié*) (**72** ; A.6.3), cas unique dans le sous-groupe *Platyroptilon*$^+$. Comme le montre la matrice des caractères, *Tergostylus* est intermédiaire entre les lignées *Xenokeroplatus*$^+$ et *Heteropterna*$^+$, réuni par quelques apomorphies non uniques à l'un ou l'autre des membres de ces groupes, mais non à tous.

On pourrait le rattacher à la lignée *Heteropterna*$^+$ en raison de l'aplatissement de l'abdomen (A.5.1.1), qui demeure cylindrique dans la lignée *Xenokeroplatus*$^+$, mais cet état de caractère est courant chez les Keroplatinae, où il est certainement apparu à de nombreuses reprises ; cette synapomorphie présumée est peu convaincante.

Par ailleurs, les lignées *Xenokeroplatus*$^+$ et *Euceroplatus*$^+$ partagent avec *Tergostylus* la distribution régulière des microchètes tibiaux II-III, avec des rangées plus serrées (*microchètes irréguliers, ou à rangées indifférenciées*) (**42** ; A.3.3.1). C'est aussi le cas du groupe *Placoceratias*$^+$, mais les fortes synapomorphies relevées entre les genres formant le sous-groupe *Platyroptilon* obligent à considérer que le caractère est apparu au moins à deux reprises dans la tribu. Dans ces conditions, évidemment, cet état de caractère

Source : MNHN, Paris

serait aussi à ajouter aux apomorphies du groupe *Placoceratias*+. Je rattache donc provisoirement le genre *Tergostylus* aux lignées *Xenokeroplatus*+ et *Euceroplatus*+, l'ensemble étant, sur la base de la disposition des microchètes tibiaux, le groupe-frère d'*Heteropterna*+.

Par contre, comme le montre la matrice des caractères, je n'ai trouvé aucune synapomorphie permettant d'affirmer que *Tergostylus* serait plus étroitement apparenté à l'un ou l'autre des deux groupes, ou que ceux-ci forment un ensemble monophylétique ; je me suis donc résigné à laisser non résolue cette partie du cladogramme (fig. 1204).

Discussion

Comme je l'ai dit en préambule, les nombreux phénomènes de parallélisme qui ont joué chez les *Keroplatini* obscurcissent les relations de parenté, du moins au niveau des infra-groupes. La monophylie des groupes *Tolletia*+ et *Keroplatus sensu lato*, celle de *Placoceratias*+ et du groupe *Platyroptilon* demeurent sérieusement étayées ; l'hypothèse implique peu de parallélismes importants (réduction de la trompe et des pièces buccales chez *Tolletia* et le groupe *Euceroplatus*+ et allongement secondaire chez *Nauarchia*, disposition des microchètes tibiaux dans les groupes *Placoceratias*+ et *Euceroplatus*+). La monophylie des lignées *Heteropterna*+ et *Xenokeroplatus*+ semble également très vraisemblable, mais il convient sans aucun doute de tester par d'autres caractères, à découvrir, celle des autres ensembles reconnus, et les relations existant entre eux.

L'hypothèse de phylogénie traduite par le cladogramme de la figure 1204 est donc toute provisoire, et les conclusions à en tirer doivent être modulées selon ceux de ses éléments qui sont sérieusement fondés et ceux qui demeurent douteux.

J'ai évoqué également en préambule le problème du niveau hiérarchique des groupements, et souligné que la position retenue ici était relativement conservatrice. Une possibilité plus « diviseuse » consisterait à élever au niveau générique *Scrobicula*, dont la proche parenté avec *Heteropterna s. str.* n'est pas étayée par une synapomorphie très convaincante, et peut-être même de séparer, dans le sous-genre nominatif, les espèces australasiennes (lignée *macleayi*+) du groupe oriento-américo-africain. *Gymnoceridion* est sans doute suffisamment différent de *Ctenoceridion* pour mériter le niveau générique. Par ailleurs, le groupe *Tolletia*+ et l'ensemble de genres constituant le groupe *Keroplatus* au sens large justifieraient probablement l'édification de deux sous-tribus. Cette classification serait donc la suivante :

Sous-tribu ***Cerotelionina***
- Genre *Cerotelion*
- Genre *Mallochinus*
- Genre *Rocetelion*
- Genre *Paracerotelion*
- Genre *Tolletia*

Sous-tribu ***Keroplatina***
- Genre *Keroplatus*
- Genre *Neoceroplatus*
- Genre *Placoceratias*
- Genre *Hikanoptilon*
- Genre *Euceroplatus*
- Genre *Setostylus*
- Genre *Platyroptilon*
- Genre *Duretina*
- Genre *Nauarchia*
- Genre *Xenokeroplatus*
- Genre *Tergostylus*
- Genre *Heteropterna*
  - Sous-genre *Heteropterna s. str.*
  - Sous-genre oriento-afro-américain
- Genre *Scrobicula*
- Genre *Ctenoceridion*
- Genre *Gymnoceridion*

La solution la plus conservatrice, au contraire, retiendrait moins de genres et davantage de sous-genres. *Mallochinus* deviendrait sous-genre de *Cerotelion*, *Rocetelion* de *Paracerotelion*, *Neoceroplatus* de *Keroplatus* et *Setostylus* (peut-être aussi *Euceroplatus*) de *Platyroptilon*. *Scrobicula*, *Ctenoceridion* et *Gymnoceridion* pourraient être ajoutés à un grand genre *Heteropterna*. Il demeure probable qu'un partisan de cette classification minimaliste maintiendrait cependant au niveau générique *Tolletia*, *Placoceratias*, *Hikanoptilon*, *Duretina*, *Nauarchia*, *Xenokeroplatus* et *Tergostylus* :

Genre *Cerotelion*
- Sous-genre *Cerotelion s. str.*
- Sous-genre *Mallochinus*

Source : MNHN, Paris

Genre *Paracerotelion*
Sous-genre *Paracerotelion s. str.*
Sous-genre *Rocetelion*
Genre *Keroplatus*
Sous-genre *Keroplatus s. str.*
Sous-genre *Neoceroplatus*
Genre *Euceroplatus* (?)
Genre *Platyroptilon*
Sous-genre *Platyroptilon s. str.*
Sous-genre *Setostylus*
Genre *Duretina*
Genre *Nauarchia*
Genre *Xenokeroplatus*
Genre *Tergostylus*
Genre *Heteropterna*
Sous-genre *Heteropterna s. str.*
Sous-genre *Scrobicula*
Sous-genre *Ctenoceridion*
Sous-genre *Gymnoceridion*

Cette question de niveau hiérarchique, pour moi liée à la notion d'âge absolu minimum comme l'a proposé HENNIG (1966a), sera évoquée dans ma conclusion, après l'analyse biogéographique qui sera menée dans la Quatrième Partie de cette monographie.

Source : MNHN, Paris

BIOGÉOGRAPHIE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Selon E. G. MUNROE (1963), la biogéographie se définit comme l'étude de la répartition des Êtres vivants dans l'espace et dans le temps, et des principes, paramètres et processus qui influent sur cette répartition. Tout comme la méthodologie systématique est à l'heure actuelle en pleine remise en cause, la biogéographie moderne est « en transition apparente, remuée en plusieurs courants de pensée plus ou moins ouvertement antagonistes, et divisée par des barrières conceptuelles assez profondes » (VUILLEUMIER, 1978).

Comme celle de la systématique, la méthodologie biogéographique a fait l'objet de bon nombre d'ouvrages d'optique souvent divergente, et qu'il n'est pas dans mon propos de passer en revue ici. Des livres comme ceux de DARLINGTON (1957, 1965), CROIZAT (1958, 1964), SIMPSON (1953, 1965), MACARTHUR & WILSON (1967), MAYR (1969), UDVARDY (1969), MACARTHUR (1972), PIÉLOU (1979), WILEY (1981), NELSON & PLATNICK (1981), HUMPHRIES & PARENTI (1986), les ouvrages collectifs édités par KEAST, ERK & GLASS (1972), HECHT, GOODY & HECHT (1977) et NELSON & ROSEN (1981), pour ne citer que les principaux, permettront de suivre l'évolution de la biogéographie, de ses principes et de ses tendances depuis DE CANDOLLE (1820) jusqu'à nos jours, et renverront à une pléthore d'articles sur ce sujet. Pas plus que pour la systématique, je ne me propose d'en faire ici une étude épistémologique et, comme dans les chapitres précédents, je me bornerai à exposer brièvement les concepts adoptés dans la rédaction de ce chapitre.

LES TROIS BIOGÉOGRAPHIES

Je souscris volontiers à l'idée d'UDVARDY (1981), selon lequel les biogéographes voyagent à travers le temps et l'espace vers au moins trois destinations différentes, transportant avec eux trois sortes de valises contenant des données, des tâches et des méthodes d'amplitude et de nature variées. C'est à mon sens parce que l'on tente encore de faire monter ces voyageurs et leurs bagages dans le même train que perdurent les antagonismes constatés par VUILLEUMIER.

Cet auteur reconnaissait dans la biogéographie un premier volet, où le chercheur ne se préoccupe que de la répartition spatiale actuelle des organismes, le plus souvent étendue tout au plus sur quelques générations. Ce volet correspond à l'équilibre non-interactif de MACARTHUR & WILSON (1967). VUILLEUMIER admettait toutefois que de telles recherches relèvent plutôt de l'écologie que de la biogéographie, et c'est en tout cas l'opinion d'UDVARDY, qui ne retient pas cette première division comme partie de cette discipline.

La première « valise » d'UDVARDY est celle de la biogéographie écologique ; à titre indicatif, il lui assigne une échelle spatiale de 100 kilomètres et une échelle temporelle d'un siècle. Le champ d'étude de l'écobiogéographie est la dynamique de la répartition, l'expansion des aires et la dispersion des organismes. Ce domaine d'activité est envisagé comme l'étude d'une série de phénomènes biologiques et comprend de forts éléments d'écologie (plus précisément de synécologie). Il s'agit du second exemple de VUILLEUMIER (équilibre interactif ou assortatif de MACARTHUR & WILSON), qui note d'ailleurs à son sujet que « comme nous avons affaire à une biocénose en formation, le domaine d'étude à ce niveau peut être, tout aussi bien, celui de la succession écologique ».

UDVARDY baptise biogéographie postpléistocène sa deuxième « valise » ; son champ d'étude est celui des fluctuations des aires de répartition des organismes, provoquées par les glaciations de cette période. Il lui fixe des échelles approxi-

Source : MNHN, Paris

matives de 1 000 km et de 12 000 ans, et souligne la liaison étroite de ce domaine avec la paléoécologie. Le concept d'UDVARDY est ici plus restreint que celui du troisième exemple de VUILLEUMIER (équilibre évolutif), qui prend aussi en compte la spéciation allopatrique et ne mentionne pas d'époque géologique précise.

Enfin, la dernière et la plus grande des « valises » d'UDVARDY est celle de la paléobiogéographie, ou biogéographie historique. Son échelle spatiale est planétaire et son échelle temporelle théorique remonte à l'origine de la vie. Ici, l'écologie ne peut être prise en compte, tandis qu'entre en jeu la géophysique, avec la révolution apportée par la théorie de la tectonique des plaques, relativement récente, mais où JEANNEL (1943, 1950), par sa défense de la dérive des continents, a joué un rôle ingrat de pionnier.

Le concept de biogéographie adopté ici correspond à la biogéographie historique. La mise à l'écart de l'aspect écologique de la biogéographie dans la présente monographie ne relève pas d'une position de principe ni d'un manque d'intérêt ; c'est d'ailleurs par l'étude de deux biocénoses, celle du milieu cavernicole et celle des carpophores des champignons supérieurs, que j'ai commencé mes recherches sur les Diptères, puis sur les Mycetophiloidea. Cependant, l'esprit du travail entrepris ici est d'embrasser l'ensemble d'un groupe, à l'échelle mondiale, et d'élucider des relations non pas écologiques, mais phylogénétiques. Entreprendre des recherches détaillées sur la biologie et l'écologie des Keroplatidae, domaines où les connaissances sont particulièrement fragmentaires, m'aurait forcément limité à quelques espèces et à la région ouest-paléarctique, c'est-à-dire que cette démarche aurait conduit à une monographie entièrement différente de celle proposée aujourd'hui.

La biogéographie postpléistocène a aussi été le plus souvent évitée par la force des choses. En ce qui concerne un groupe aussi ancien que les Mycetophiloidea, en effet, cet échelon de la biogéographie reste, au plus, au niveau spécifique (rappelons que la faune de l'ambre de la Baltique est très peu différente de l'actuelle). Or un travail rigoureux sur la mise en place des espèces actuelles exige d'abord une systématique sinon « achevée », du moins très sérieusement élaborée, puis une connaissance approfondie de la chorologie, impossible à atteindre tant que les révisions systématiques n'ont pas été publiées, permettant ainsi à de nombreux entomologistes d'identifier leurs récoltes.

Connaissances systématiques et données chorologiques, réunies chez certains groupes de Mycetophiloidea, principalement Mycetophilidae, ne le sont pas encore chez les Keroplatidae étudiés ici (ni d'ailleurs chez les *Orfeliini*) dont beaucoup ne sont connus que par quelques spécimens, voire le seul holotype. Nul doute, par exemple, que la révision des espèces holarctiques du grand genre *Macrocera*, qui demeure à entreprendre, ne donne d'intéressants résultats, comme cela s'est produit pour les Mycetophilidae holarctiques de certains genres (voir plus loin au sujet du tracé transatlantique septentrional, p. 563), mais même ces monographies ont surtout révélé des relations de type laurasien, plutôt que des données postpléistocènes. Quelques reliques boréo-alpines ont été mises en évidence par des travaux récents, mais ponctuels, comme ceux que j'ai effectué sur quelques Mycetophilidae Gnoristinae ou Sciophilinae (MATILE, 1983, 1984c), mais un travail de synthèse sur la biogéographie postpléistocène des Keroplatidae serait actuellement prématuré. Quelques éléments seront cependant fournis occasionnellement au niveau spécifique, sous réserve d'un inventaire qui ne demeure qu'ébauché.

C'est en fait la biogéographie historique qui fut, dès l'origine, le but ultime de mon travail, et c'est par l'analyse phylogénétique que j'ai tenté de l'atteindre. Les principes essentiels de cette synergie entre phylogénie et biogéographie ont déjà été brièvement résumés (MATILE & GOUJET, 1981), principalement d'après les travaux de HENNIG (1950, 1966a), BRUNDIN (1965, 1966) et CROIZAT (1958, 1964) [77], développés et précisés, voire modifiés, par des auteurs tels que NELSON (1973, 1974, 1975), CROIZAT, NELSON & ROSEN (1974), CRACRAFT (1973, 1975a, 1980), BALL (1975), PLATNICK (1976), PLATNICK & NELSON (1978), NELSON & PLATNICK (1978) et ROSEN (1976, 1978) (voir aussi les mises au point plus récentes de HUMPHRIES & PARENTI, 1986, et JANVIER, 1988).

77. Il est à noter que CROIZAT (1982) voit les principes systématiques de Hennig comme « impraticables, en fait nocifs », et refuse avec indignation toute confusion entre sa « panbiogéographie » et la biogéographie de la vicariance.

Source : MNHN, Paris

Rappelons que dans son stade analytique la biogéographie historique, telle qu'elle est conçue par la plupart de ces auteurs, repose sur deux postulats :

1) Il est possible d'émettre des hypothèses adéquates sur le degré de parenté des organismes : il serait déraisonnable d'envisager l'histoire spatiale d'un groupe sans avoir établi au préalable qu'il y a effectivement des raisons de penser qu'il a une histoire temporelle autonome. En systématique, ce postulat entraîne l'adoption du concept de monophylie stricte (holophylie) aux dépens de la monophylie partielle (paraphylie) de l'école de MAYR.

2) Il existe un mécanisme de l'évolution aboutissant á la répartition de formes étroitement apparentées sur des aires géographiques différentes. Ce postulat a comme conséquence le rejet de la dispersion aléatoire en tant qu'explication générale des répartitions, au profit de la spéciation allopatrique.

Précisons ici, pour éviter une ambiguïté qui persiste chez les anglo-saxons avec les termes de « dispersion » et de « dispersal » (*cf.* PIÉLOU, 1979 ; UDVARDY, 1981), que j'entends la *dispersion* comme l'extension d'une aire de répartition par le franchissement d'une barrière (suivi d'une éventuelle spéciation), par opposition á l'*expansion*, extension d'une aire originellement réduite grâce au dynamisme naturel d'une espéce, et sans franchissement d'une barrière. La dispersion précède la spéciation, l'expansion la suit. Quant à la *vicariance*, elle représente la naissance de deux taxa-frères (sous-espèces, espèces) par fragmentation de l'aire de répartition d'un taxon ancestral, suite à l'apparition d'une barrière (PLATNICK & NELSON, 1978).

Il convient au sujet du deuxième postulat de remarquer que des chercheurs tels que HENNIG (1950, 1966a) et BRUNDIN (1965, 1966, 1981) se séparent ici de la biogéographie de la vicariance défendue par PLATNICK & NELSON (1978) et ROSEN (1978), en ce sens qu'ils tiennent la dispersion pour aussi importante que la vicariance, et tentent de reconstituer les aires d'origine grâce á la progression géographique de l'apomorphie (régle de progression de HENNIG). BRUNDIN (1981) propose le nom de biogéographie phylogénétique (ou plus justement de « biogéographie phylogénétique selon le modéle vicariance/dispersion ») pour cette variante de la biogéographie historique. La biogéographie de la vicariance, au contraire, ne reconnaît la dispersion qu'en cas de tracés particuliers contradictoires au tracé général du groupe, et ne cherche pas á déterminer les aires d'origine.

CENTRE D'ORIGINE, VICARIANCE ET DISPERSION

Dans la notion de « centre d'origine », il convient de bien distinguer si l'on prend comme hypothèse de départ le modéle de la dispersion ou celui de la vicariance. Le centre d'origine n'a de signification réelle que dans l'hypothése de dispersion : une population (ou une fondatrice) d'une espèce ancestrale α a franchi une barrière, provoquant la division de α en deux espèces-filles, A et B, la première plus plésiomorphe (peut-être morphologiquement identique à α), la deuxiéme plus apomorphe. Le centre d'origine du couple AB est bien l'aire ancestrale de α, dont s'est détachée la population ancestrale de B. Le centre d'origine est aisément reconnaissable si les espéces-filles sont demeurées allopatriques.

Il n'en va pas de même si la barrière initialement franchie a disparu, ou si B l'a franchie en sens inverse pour envahir l'aire de A, et donc que les espèces-filles sont devenues parapatriques. On considère généralement que l'espéce la plus apomorphe, porteuse d'une nouveauté évolutive qui a été sélectionnée parce que plus compétitive, va dans ce cas repousser A jusqu'au-delà de son aire originale. C'est cette hypothèse qui a entraîné DARLINGTON (1970) et son école á poser en principe que ce sont les formes les plus apomorphes qui occupent le centre d'origine d'un taxon.

Au moment oú se place l'observateur, comment savoir si l'espéce B a déjá repoussé A au-delá de son territoire, ou bien si elle n'en occupe encore qu'une partie, ou enfin si elle ne s'est pas répandue dans plusieurs directions ? On notera tout d'abord que si une hypothèse de dispersion a été émise, c'est que le chercheur a décelé dans l'aire actuelle de répartition du couple AB la trace d'une barrière passée. Dans ces conditions, deux régions *paléogéographiques* maintenant réu-

Source : MNHN, Paris

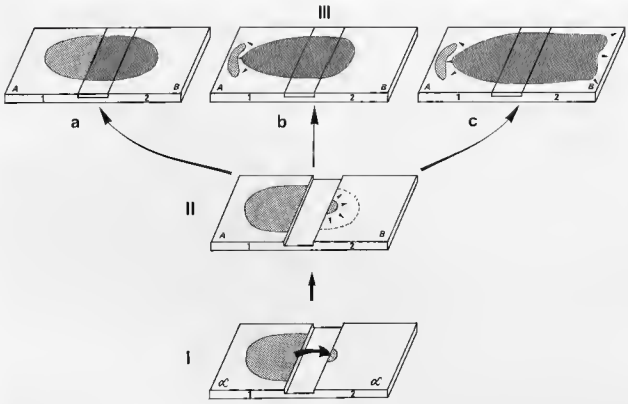


FIG. 1205. — Spéciation par dispersion et parapatrie subséquente des espèces-filles A (plésiomorphe) et B (apomorphe). En I, une population fondatrice de l'espèce ancestrale α franchit la barrière entre les aires 1 et 2 ; en II, l'espèce-fille apomorphe ainsi isolée commence son expansion sur l'aire 2. En IIIa, par suite de la disparition de la barrière, l'espèce B envahit l'espace ainsi disponible, mais ne peut pénétrer l'aire d'origine 1 ; en IIIb, l'espèce B, plus compétitive, reconquiert l'aire d'origine 1 occupée par son espèce-sœur A, qu'elle repousse en périphérie ; en IIIc, elle poursuit également son expansion sur son aire d'origine 2. Les petites flèches indiquent les directions de l'expansion.

nies demeurent reconnaissables. Deux cas peuvent alors se présenter (fig. 1205) :

— Ou bien A et B occupent chacune l'une de ces régions, et il existe une allopatrie de fait ; le centre d'origine est l'aire de répartition de l'espèce plésiomorphe A (fig. 1205a).

— Ou bien B occupe en même temps tout ou partie des deux régions ; le centre d'origine est alors l'aire où les deux espèces cohabitent (fig. 1205b, c). C'est un raisonnement de ce type qui a conduit de nombreux auteurs à penser que le centre d'origine d'un taxon est celui où se rencontre le plus grand nombre des espèces qui le composent.

La notion de centre d'origine est moins significative dans le modèle de la vicariance. L'aire d'origine des descendants de α, le couple d'espèces-sœurs AB, est en effet dans cette hypothèse représentée par la somme de celles des populations de α séparées par l'apparition d'une barrière. C'est pourquoi des biogéographes tels que PLATNICK & NELSON (1978) et ROSEN (1978) affirment ne pas s'intéresser à ce type de problème et se bornent, dans leurs hypothèses, à additionner les aires de répartition des espèces actuelles pour reconstituer celle de leur espèce ancestrale : quelle que soit la structure des aires de répartition une fois la barrière disparue, le centre d'origine du couple AB demeure méthodologiquement la totalité de ces aires, même si autrefois celle de α a été plus restreinte (fig. 1206).

En fait, et que l'on choisisse le modèle de la dispersion ou celui de la vicariance, ce problème, comme en phylogénie, ne devient intéressant que si l'on prend en compte trois taxa et trois régions géographiques. Le raisonnement s'effectue alors sur le couple AB et son espèce-sœur C (ou sur son groupe-frère, composé par exemple d'un couple CD). Ce n'est que ce cas précis qu'a voulu

Source : MNHN, Paris

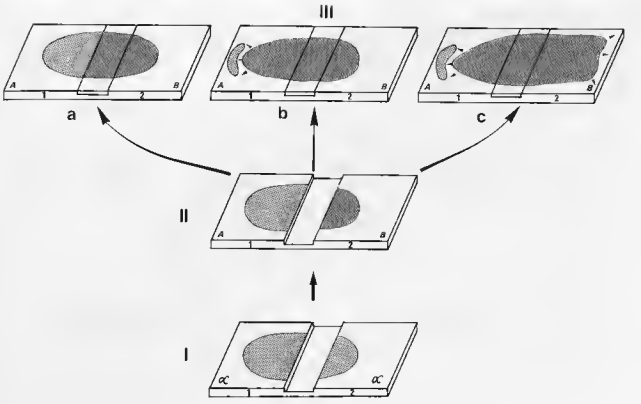


FIG. 1206. — Spéciation par vicariance et parapatrie subséquente des espèces-filles A (plésiomorphe) et B (apomorphe). En I, l'apparition d'une barrière divise l'espèce ancestrale α en deux populations ; en II, ces deux populations, maintenant isolées, deviennent deux espèces-filles, A (plésiomorphe) et B (apomorphe) ; en III, suite à la disparition de la barrière, on retrouve la même configuration que dans le cas de la figure 1205. Les petites flèches indiquent les directions de l'expansion.

envisager HENNIG en énonçant sa règle de progression, qui donne bien un centre d'origine dans le modèle dispersionniste, mais surtout une direction de spéciation dans ce cas comme dans celui de la vicariance.

Pour les deux modèles, si les trois aires demeurent séparées, et donc le couple AB et l'espèce C allopatriques, on se trouve ramené au cas précédent, c'est-à-dire que le centre d'origine est marqué par l'espèce la plus plésiomorphe.

En cas d'hypothèse de dispersion, la figure 1207 suppose que l'espèce A est la plus plésiomorphe, puis B, C étant la plus apomorphe, et partageant avec B l'ancêtre commun β. La dispersion s'est faite de la gauche vers la droite, et le centre d'origine de A+B+C est la zone 1. Si au contraire C est l'espèce la plus plésiomorphe, la dispersion s'est faite de la droite vers la gauche et le centre d'origine se situe en 3. Si enfin c'est B la plus plésiomorphe, les événements de dispersion se sont accomplis dans les deux sens à partir de la zone 2. Au-delà des données phylogénétiques, les hypothèses de biogéographie ne sont toutefois pas testables, puisque les événements de dispersion sont par nature aléatoires.

Le même schéma se présente avec le modèle de vicariance (fig. 1208), à cette différence près qu'ici les hypothèses biogéographiques sont testables par la datation des barrières ayant provoqué les événements de vicariance. Dans le cas représenté, où A est l'espèce la plus plésiomorphe et où les spéciations se sont accomplies de 1 vers 3, la barrière entre 1 et 2 ne peut être plus récente que celle existant entre 2 et 3.

La démarche est la même en cas de parapatrie de deux espèces, ou des trois, le cladogramme donnant l'ordre et la direction des événements de vicariance ou de dispersion. Dans le modèle de dispersion, le cladogramme donne comme précédemment l'ordre des événements et leur direction primitive. Dans tous les cas de parapatrie, il

Source : MNHN, Paris

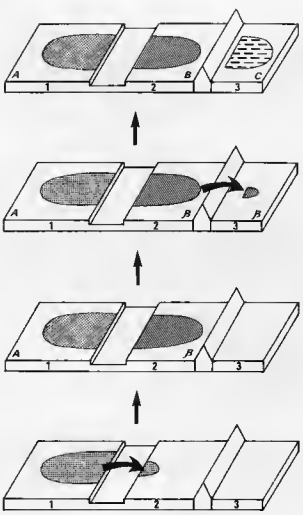


FIG. 1207. — Formation d'un groupe monophylétique de trois espèces allopatriques selon le modèle de dispersion. A la suite d'une dispersion au-dessus d'une barrière, l'espèce ancestrale se divise en deux espèces-filles, l'une plésiomorphe (A), l'autre apomorphe (β) ; un deuxième franchissement de barrière divise à son tour l'espèce ancestrale β en deux populations qui deviendront deux espèces-filles de β, B (plésiomorphe) et C (apomorphe). Le centre d'origine de A + B + C est la zone 1.

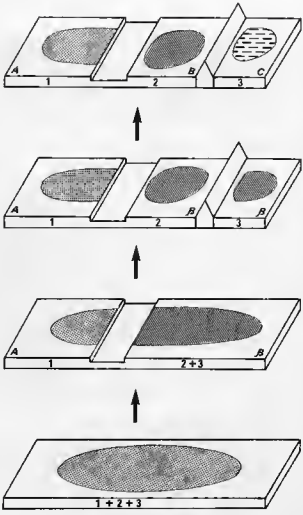


FIG. 1208. — Formation d'un groupe monophylétique de trois espèces allopatriques selon le modèle de vicariance. L'apparition de deux barrières successives fragmente l'aire ancestrale en trois espèces-sœurs, dont A est la plus plésiomorphe, son espèce-sœur β représentant à son tour l'espèce ancestrale de B et C. Le centre d'origine de A + B + C est représenté par la totalité des aires actuellement occupée par ces espèces.

est impossible de savoir si B et C ont gagné les aires voisines par dispersion, ou par expansion après disparition des barrières.

Dans le modèle de vicariance, par contre, le cladogramme peut là encore être testé par la datation des barrières. Il sera corroboré si la barrière entre A et B est antérieure à celle ayant existé entre B et C. Si c'est l'inverse, il sera réfuté, ce qui entraînera à réviser l'hypothèse de phylogénie primitive, et en cas d'échec, à postuler un événement de dispersion. C'est cette démarche que suivent NELSON & PLATNICK et les autres biogéographes de la vicariance pour reconnaître les dispersions : lorsque le cladogramme obtenu n'est pas congruent avec les événements géologiques qui se sont produits dans l'aire de répartition des taxa étudiés.

Partisans de la biogéographie de la vicariance comme de la biogéographie phylogénétique s'accordent sur un changement conceptuel d'ordre structural. Ils n'envisagent plus les flores et les faunes en général, comparées deux à deux pour rechercher leurs points communs, ainsi que l'ont fait les premiers DE CANDOLLE (1820) pour les

Source : MNHN, Paris

Plantes, WALLACE (1863) pour les Animaux. Pour eux, les problèmes de la biogéographie historique portent (comme ceux de la systématique), sur trois éléments :

Les zones 2 et 3 sont considérées comme plus étroitement apparentées entre elles qu'à la zone 1 non plus parce qu'elles ont le plus de taxa en commun, mais parce que les lignées qui les peuplent se partagent les ancêtres communs les plus récents (PLATNICK & NELSON, 1978 ; ROSEN, 1978 ; PATTERSON, 1981). Il y a ici analogie avec le rejet, en systématique, du concept de similitude générale au profit de la synapomorphie.

Si la dispersion à courte distance, tout comme l'expansion, font partie des prémisses de la biogéographie de la vicariance (que l'on tente ou non de les mettre en évidence), les adeptes de cette discipline ne prétendent pas pour autant que la dispersion à longue distance n'existe pas, ou n'a jamais existé, mais ils se refusent à en faire un modèle général, à accepter l'argument des dispersalistes : « des espèces peuvent se déplacer sur de longues distances au-dessus d'une barrière, on peut démontrer que certaines d'entre elles l'ont fait, donc toutes l'ont fait ». Ce refus de la dispersion aléatoire en tant que modèle n'est d'ailleurs pas nouveau : c'est lui qui a conduit autrefois beaucoup de biologistes opposés à la théorie de la dérive des continents à concevoir de fantastiques « ponts continentaux » pour justifier les nombreuses répartitions largement disjointes qu'ils constataient, et pour lesquelles ils rejetaient les explications *ad hoc* que sont les « radeaux » et les « cyclones », transportant des fondateurs hypothétiques sur plusieurs milliers de kilomètres d'océan.

Sur le plan de la biogéographie historique, où les événements de spéciation ne peuvent être datés qu'à des millions d'années près, il est évident que rien ne peut être dit sur la nature exacte des barrières et des voies de passage (mers épicontinentales, archipels, etc.), sur les régimes de vents et de courants, ayant régné au moment précis de ces événements, et une hypothèse de migration est rigoureusement non-testable. Par ailleurs, la dispersion des milliers d'espèces apparentées dont les aires sont actuellement disjointes, s'exerçant sur des dizaines de millions d'années, ne devrait mettre en évidence que des répartitions aléatoires. Tous les travaux de biogéographie historique, et en tout premier lieu ceux de CROIZAT, montrent à l'évidence qu'il n'en est rien et qu'il est aisé de reconnaître, au contraire, des « patterns » (tracés généralisés de CROIZAT) qui se répètent régulièrement pour les groupes les plus divers. C'est à mon sens la réfutation de la dispersion à longue distance en tant que modèle général.

Il est cependant évident que de tels phénomènes se sont produits épisodiquement, comme ils se produisent à l'heure actuelle. Le peuplement des îles océaniques ne peut s'expliquer autrement. C'est pourquoi MATILE & GOUJET (1981) affirment que dans la biogéographie historique, les grands triomphateurs seront les groupes endémiques spécialisés, exclusivement terrestres ou d'eau douce, peu susceptibles d'être transportés sur de longues distances, et pour lesquels on pourra en outre obtenir des hypothèses de phylogénie à fort degré de corroboration (voir aussi KRAUS, 1966).

Les Keroplatidae répondent aux premières conditions et j'espère avoir montré dans la Partie phylogénétique de ce travail que des hypothèses cohérentes pouvaient être émises sur leurs relations de parenté, même s'il persiste encore de nombreux points obscurs. La Partie biogéographique montrera que les tracés particuliers des espèces et des genres de cette famille appartiennent à des tracés généraux pour la plupart parfaitement reconnaissables, et surtout datables à la lumière des données géologiques récentes.

En effet, la démarche même de la biogéographie historique est simple : l'hypothèse de phylogénie combinée aux données chorologiques permet d'émettre une hypothèse sur l'ancienneté relative de la rupture des connexions spatiales entre les localités actuelles. Ceci conduit à son tour à d'autres hypothèses portant sur l'histoire des lieux géographiques eux-mêmes et de leurs connexions, et donc sur la répartition passée des aires continentales. La méthode est testable par la confrontation des hypothèses de proximité géographique (cladogrammes de zones) avec les données géologiques et notamment, à l'échelle où nous nous plaçons, par celles de la tectonique des plaques (MATILE & GOUJET, 1981). MACKERRAS (1974) va encore plus loin en écrivant au sujet de la tectonique des plaques : « *The most fundamental implication to the biologist is that, if one defines systematics as the study of the evolution of taxa in time and space, as many do, then the relevant findings of modern plate tectonics must be regarded as an integral part of systematics. If*

Source : MNHN, Paris

one's reconstruction of phylogeny is inconsistent with those findings, the inference should be that it is probably wrong ... biogeographical evidence is no longer relevant to palaeogeography, except as an aid in dating the times of events and as a guide to palaeoclimates». Cette position demande certainement à être nuancée, car bien des données de la géophysique actuelle sont encore peu sûres, et il existe des lacunes considérables (voir plus loin). C'est sans doute ce qui a amené HUMPHRIES & PARENTI (1986) à affirmer que les hypothèses géologiques ne peuvent tester les structures biogéographiques. En ce qui me concerne, je pense que lorsque les données géologiques sont fiables, il n'y a pas lieu de s'en priver comme tests de la phylogénie, tandis que lorsqu'il existe des incertitudes sur l'histoire géologique d'une région, la biogéographie peut contribuer à l'éclaircir.

Il est bien entendu que la méthode biogéographique ne permet pas d'expliquer tous les processus entrés en jeu, mais elle fournit au moins une datation approximative de l'ancêtre commun le plus récent des taxa envisagés, un *terminus post quem non*. Je n'ai pas tenté de lui en faire dire beaucoup plus, et notamment en raison d'un problème qui se pose pour la plupart des Diptères sans intérêt médical ou économique connu, à savoir les immenses progrès à accomplir dans la connaissance des espèces et des genres, et de leur chorologie. Ainsi, entre le début de ma carrière de systématicien et la rédaction définitive du présent travail, j'ai décrit 425 taxa appartenant aux Mycetophiloidea, dont 34 genres et sous-genres, tandis que huit genres et 52 espèces de Keroplatidae sont nommés ici. Non seulement un grand nombre d'espèces nous demeurent inconnues, mais si nous pouvons être certains de la présence des taxa connus en certains lieux (sous réserve de révision systématique), nous ne pouvons pas encore, contrairement aux Vertébristes, être certains de leur absence. L'histoire systématique du genre *Platyroptilon* (p. 312) en est la démonstration. Que l'on pense aussi à ce qu'aurait été une hypothèse biogéographique sur les *Macrocerini* émise avant 1960, lorsque trois genres seulement en étaient connus (*Macrocera*, *Chiasmoneura* et *Paramacrocera*) au lieu de douze !

LES DONNÉES GÉOLOGIQUES

La prudence en matière biogéographique est encore justifiée sur le plan méthodologique par le fait que l'hypothèse biogéographique ne vaut que ce que vaut l'hypothèse phylogénétique qui a permis de l'émettre, tandis qu'une datation est liée à la valeur de l'hypothèse géologique. Celle-ci n'est elle-même pas plus « certaine » qu'une hypothèse biologique, surtout en cette période où de nouvelles mesures, de nouvelles observations et de nouvelles interprétations remettent en cause au moins des portions des cartes paléogéographiques disponibles. HALLAM (1981) rappelle que le paléomagnétisme ne fournit de données hautement fiables que jusqu'à 80 millions d'années. Les éléments concernant le Crétacé moyen [78] sont peu nombreux, cette période correspondant à un intervalle de quiescence magnétique. Il existe encore des données fiables pour le Crétacé inférieur et le Jurassique supérieur, les hypothèses antérieures ne représentent que des « extrapolations raisonnables ».

L'imprécision, voire l'absence, de certaines données m'a déjà conduit à abandonner l'un des volets de la biogéographie, celui de l'écobiogéographie et à effleurer seulement le deuxième, celui de la biogéographie postpléistocène. Ces mêmes lacunes, auxquelles s'ajoute l'incertitude inhérente à la méthode elle-même, m'incitent à ne donner de la paléobiogéographie des Keroplatidae qu'une esquisse tracée à grands traits. Elle ne pourra être améliorée que par l'étude d'un matériel plus abondant et l'élaboration de révisions de plus en plus fines. Il n'en demeure pas moins que l'étude de la phylogénie des Keroplatidae telle qu'elle a été exposée ici permet un certain nombre de déductions raisonnablement sûres, en tout cas testables, et de tracer ainsi les grandes lignes de leur histoire, ainsi que de proposer pour certains taxa des hypothèses plus détaillées, comme le chapitre suivant le montrera.

En ce qui concerne la paléogéographie, je n'ai pu suivre en détail l'évolution récente des hypothèses géophysiques. Mes principaux outils généraux de travail ont été les atlas de SMITH, HURLEY & BRIDEN (1981) [79] et d'OWEN (1983) en

78. J'utilise ce terme par commodité : il correspond à peu près à l'Albien (fin du Crétacé inférieur) et au Cénomanien (début du Crétacé supérieur).

79. Dans ma thèse (MATILE, 1986b), j'avais utilisé une publication plus ancienne, celle de SMITH & BRIDEN (1977) ; les données ont été rectifiées en conséquence.

Source : MNHN, Paris

ce qui concerne la tectonique des plaques, de TERMIER & TERMIER (1952, 1979) pour les événements épicontinentaux, de BARRON *et al.* (1981) et BARRON (1987b, Crétacé seulement) pour leur superposition aux plaques, et de HARLAND *et al.* (1982) pour les échelles géologiques.

Bien que ne pouvant entrer dans l'analyse de théories qui relèvent d'une autre discipline que la mienne, il me faut cependant rappeler au sujet des cartes paléogéographiques qui m'ont servi de bases que trois hypothèses géophysiques principales sont actuellement en concurrence.

La première est actuellement la plus largement admise, et porte parfois le nom de « tectonique globale », ou « hypothèse de la Pangée » (HUMPHRIES & PARENTI, 1986). Elle assume que les dimensions de la Terre il y a 200 millions d'années étaient les mêmes que ses dimensions actuelles. Cette hypothèse entraîne l'apparition dans la reconstitution des continents issus de la rupture de la Pangée, et hors de la ceinture médiane, de brèches triangulaires (« gores » de CAREY, 1975, 1976) séparant des régions dont on a la preuve géologique qu'elles étaient pourtant en contact direct.

Cette théorie maintenant « classique » entraîne des conséquences très importantes quant á la structure de la région du Pacifique, car elle impose, vers la fin du Secondaire, un immense océan, la Téthys, séparant le Gondwana oriental de la Laurasie, océan dont la géologie ne semble pas conserver la trace, et qui implique une subduction trop importante pour le modèle de la tectonique des plaques. Malgré cet inconvénient, les cartes de SMITH, HURLEY & BRIDEN (1981), de BARRON *et al.* (1981) et de BARRON (1987a, b) sont basées sur la théorie des dimensions constantes.

La deuxième hypothèse, celle de l'expansion lente, a été émise en premier par HILGENBERG (1933), sur les données de WEGENER (1915), et reprise notamment par CAREY (1975, 1976), OWEN (1976, 1981, 1983) et SHIELDS (1979, 1983), qui constatent que les continents succédant á la Pangée ne peuvent s'ajuster que si le diamètre terrestre au Jurassique moyen ne représentait que 80 % du diamétre actuel (voir TERMIER & TERMIER, 1979, et le volume collectif dirigé par CAREY, 1983). Cette théorie a notamment été résumée par HUMPHRIES & PARENTI (1986) et RAGE (1988).

Pour la biogéographie historique, la conséquence la plus importante de l'hypothèse d'expansion porte sur les rapports de la région orientale, notamment de l'arc indo-malais, avec la région australasienne, rapports qui sont beaucoup plus étroits que dans l'hypothèse du diamétre constant. Entre le Trias supérieur et le Jurassique inférieur, le Sud-est asiatique comble ainsi la Téthys en se plaçant entre l'Inde et l'Australie ; il serait ensuite remonté vers le nord en même temps que la plaque indienne, pour heurter la plaque asiatique vers le Paléocéne. L'atlas d'OWEN (et la mise au point sur le Secondaire de HOWARTH, 1981) a l'avantage de présenter les cartes paléogéographiques selon les deux hypothèses concurrentes ; il est fondé sur les données paléomagnétiques publiées, mais selon une projection cartographique particulière. Cependant, les cartes paléogéographiques de base du présent travail ont été choisies selon la théorie la plus largement admise, celle de la fixité du diamétre terrestre.

Sans faire référence á la théorie de l'expansion, BURTON (1970) et RIDD (1971) comblent également la Téthys par le Sud-est asiatique, en se fondant sur certains éléments stratigraphiques (notamment des tilloïdes) communs entre l'Inde, la Malaisie et la Thaïlande, sur la présence au nord de ce dernier pays d'une flore (fragmentaire) à *Glossopteris*, et enfin sur le fait que la correspondance géographique du Sud-est asiatique, à l'isobathe 1 000, est très bonne pour l'Inde et satisfaisante pour l'Australie.

Rappelons aussi que suivant le modéle expansionniste, le nord de l'Inde gondwanienne devait être prolongé sur une trés grande distance (« Greater India » d'OWEN), incluant ce qui est maintenant la Chine occidentale et centrale. Sur le plan paléontologique, cette hypothése est étayée par la répartition des reptiles prémammaliens du genre *Lystrosaurus*, dont il existe des fossiles en Inde, en Afrique, en Antarctique et en Chine (Sinkiang et Shansi). Notons toutefois que l'attribution á ce genre de l'unique spécimen du Sud-est asiatique (Laos), de même que son âge, sont douteux (BUFFETAUT, 1981, 1984 ; COLBERT, 1982 ; BLIECK *et al.*, 1988 ; RAGE, 1988).

Il faut encore souligner qu'il existe une différence considérable entre les reconstitutions paléogéographiques d'auteurs tels qu'OWEN (1983) et SHIELDS (1979, 1983). Le premier, en effet, sépare l'Australie de la côte occidentale de l'Amérique du Sud par un immense Éopacifique (fig. 1209),

Source : MNHN, Paris

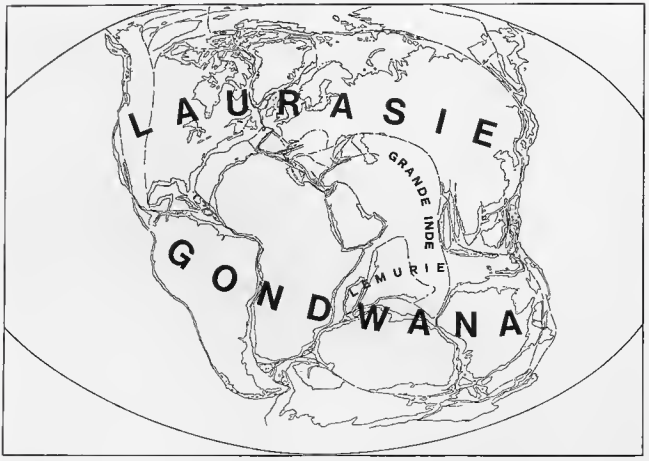


FIG. 1209. — La Terre au Jurassique supérieur (Oxfordien, — 146 MA) dans l'hypothèse de l'expansion (ici 84 % du diamètre terrestre actuel). D'après OWEN (1983), modifié, avec l'aimable autorisation de Cambridge University Press.

tandis que le second ne laisse persister entre ces deux régions qu'un Éopacifique étroit, divisé en deux par la Tasmantis et fermé au nord par la région péruvienne, les éléments de la Nouvelle-Guinée et le Queensland (fig. 1210 ; voir aussi p. 609).

Il existe encore une troisième hypothèse, fortement contestée elle aussi, celle du « continent perdu », la Pacifica. Accolé au Gondwana oriental à la fin du Primaire, ce continent qui occupait la partie méridionale de la Téthys se serait disjoint au Jurassique inférieur sur le même modèle que le Gondwana au Crétacé. Ses différents éléments seraient ensuite venu s'intégrer aux côtes de la Laurasie et des deux Amériques vers la fin du Crétacé ou le début du Paléocène (DIETZ & HOLDEN, 1972 ; LARSON & CHASE, 1972 ; HAYES & RINGIS, 1973 ; STEVENS, 1977 ; NUR & BEN AVRAHAM, 1977, 1981 ; MELVILLE, 1981).

HAMILTON (1969) a noté, du Permien au Paléocène, les éléments faunistiques et floristiques communs aux « terranes » de l'Amérique du Nord et à la Nouvelle-Zélande, la Nouvelle-Calédonie, l'Antarctique et le Chili. MELVILLE (1981) envisage également les données paléontologiques étayant cette théorie : flore chinoise à *Gigantopterida*, au Permien, faune de Vertébrés de Gashato, en Mongolie. BALOUET (1985) cite encore les répartitions actuelles, congruentes, de JOLEAUD (1931) sur les Foraminifères benthiques et, pour les Vertébrés, de WEGENER (1937) sur les Eusuchiens, MARTIN (1977) sur les Marsupiaux et KIELAN JAWAROWSKA (1974) sur les Multituberculés.

Les modèles de l'éclatement de la Pacifica et sa chronologie diffèrent cependant suivant les auteurs [voir les reconstructions qu'en donne CRAW (1982), d'après KAMP (1980) et NUR & BEN AVRAHAM (1981) d'une part, et MELVILLE

Source : MNHN, Paris

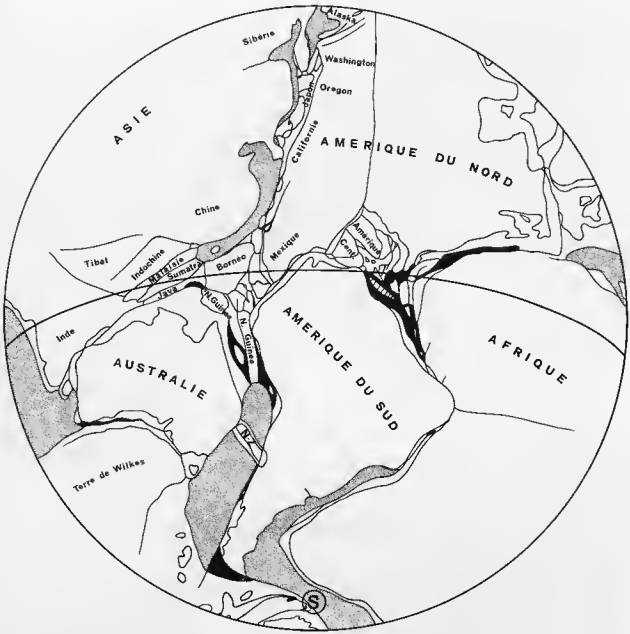


FIG. 1210. — Reconstitution de la région pacifique de la Pangée au Jurassique dans l'hypothèse de SHIELDS. D'après SHIELDS (1979), modifié, avec l'aimable autorisation d'Elsevier Science Publishers.

(1981) de l'autre]. L'hypothèse de la Pacifica est loin d'être actuellement acceptée (ce qui ne constitue pas forcément une réfutation !), mais de toute façon l'époque reculée (Trias) à laquelle se serait scindée la Pacifica n'est guère compatible avec l'âge présumé des Keroplatidae actuels. Qui plus est, comme le fait remarquer SHIELDS (1979), le long voyage accompli dans l'isolement par les fragments de la Pacifica, du Trias au Crétacé inférieur, aurait dû entraîner l'apparition de biotes hautement endémiques et particuliers, ce qui ne semble pas s'être produit. Les Keroplatidae à répartition trans-pacifique, en tout cas, représentent tout au plus des groupes de genres, souvent de simples groupes d'espèces.

Source : MNHN, Paris

Remarques

La première partie de cette étude biogéographique est consacrée aux principaux tracés généralisés suivis par les Keroplatidae, à leur datation selon les données fournies par la tectonique globale, et aux autres Diptères, particulièrement Mycetophiloïdea, qui les partagent. Dans la deuxième partie, je tente d'émettre une hypothèse sur l'histoire particulière de chaque groupe, à la lumière de la tectonique globale et en tenant compte des principaux événements épicontinentaux susceptibles d'avoir joué un rôle dans cette histoire. Dans ces deux sections, l'influence éventuelle des modèles concurrents de la tectonique globale, Pacifica et surtout expansion, sera brièvement évoquée. Une troisième partie est consacrée à une esquisse du peuplement de la Terre par les Keroplatidae, avec la chronologie de l'apparition des groupes et la composition de la faune de cette famille au Crétacé moyen-supérieur, il y a 100 millions d'années (– 100 MA), époque choisie parce que c'est l'âge du fossile le plus ancien actuellement attribuable aux Keroplatidae. Enfin, j'envisagerai le cas de certaines lignées dont l'histoire semble réfuter la tectonique globale et corroborer l'un ou l'autre des modèles de l'expansion terrestre.

Dans l'étude des tracés, et en présence de plusieurs possibilités d'explications, j'ai systématiquement utilisé le principe d'économie en favorisant l'hypothèse entraînant l'âge le plus récent et le nombre le moins élevé de dispersions aléatoires. Dans les diagrammes qui sont donnés de l'évolution spatio-temporelle présumée des taxa, la base des arbres phylogénétiques ne représente en aucune façon une hypothèse sur leur centre d'origine précis, celui-ci étant méthodologiquement considéré comme la somme des aires actuellement occupée par le taxon, comme je l'ai dit plus haut.

En ce qui concerne l'évolution des Keroplatidae sur les plateformes continentales tropicales d'Afrique et d'Amérique du Sud, les hypothèses émises sur les Keroplatidae, insectes essentiellement inféodés aux zones forestières, sont des plus succintes. En effet, de nombreux événements de vicariance et de dispersion ont dû s'y produire lors des alternances glaciaires-interglaciaires du Pléistocène ; ainsi, d'après Tuxen (1978), les limites forestières des Andes ont pu s'abaisser de 1 200 à 1 500 m lors de la dernière glaciation. Ces forêts ayant été continues à une époque très proche, et faute du grand nombre de localités de capture nécessaire à la délimitation d'éventuels refuges interglaciaires, il est impossible de distinguer les isolements récents d'éventuels événements de vicariance plus anciens, liés à l'isostasie ou à l'orogénie.

LES TRACÉS GÉNÉRALISÉS ET LEUR DATATION

Les Keroplatidae suivent cinq tracés généralisés principaux, dont certains se divisent en sous-tracés. Ce sont les tracés gondwaniens, oriento-australasien, circum-tasmanien, transatlantiques et enfin transpacifiques. De nombreux biotes appartenant à ces tracés peuvent se trouver notamment chez Jeannel (1943) et surtout Croizat (1958, 1964), mais ces données ne sont pas fondées sur des révisions phylogénétiques des taxa en question ; il est donc difficile de savoir si l'on a affaire à des groupes monophylétiques ou non ; j'ai préféré ne pas en faire état.

Les tracés gondwaniens

Le tracé gondwanien généralisé

Pris au sens le plus large, ce tracé couvre l'Amérique du Sud, y compris la sous-région chilienne, l'Australie et ses dépendances, dont l'arc Timor — sud Sulawesi, l'Inde péninsulaire, Madagascar, l'Afrique et la péninsule arabique (fig. 1211). Classiquement, ces masses réunies à

Source : MNHN, Paris

la Laurasie pour former la Pangée, ont commencé à se séparer de ce super-continent au Jurassique moyen, pour s'en couper au début du Crétacé.

L'hypothèse de l'expansion ajoute aux régions gondwaniennes citées ci-dessus tout le reste du sud-est asiatique, comblant ainsi la partie méridionale de la Téthys. Cette région est indiquée en tireté sur la figure 1211. Rappelons aussi que suivant le modèle expansionniste, le nord de l'Inde péninsulaire devait être prolongé sur une très vaste distance (« Greater India »), incluant ce qui est maintenant la Chine occidentale et centrale. L'ignorance totale où nous sommes de la faune mycétophiloidienne chinoise permet pour le moment d'éviter ce problème. Enfin, l'hypothèse de la Pacifica, sans combler la Téthys, en occupe la partie méridionale par un continent triasique dont les éléments se seraient ensuite disjoints, comme ceux du Gondwana.

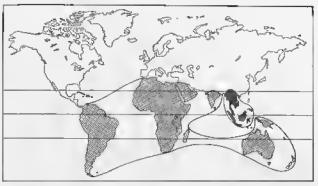


FIG. 1211. — Le tracé gondwanien généralisé (le Sud-est asiatique, dont la participation à ce tracé est contestée, a été représenté par un figuré différent).

Quelles que soient les théories, il est admis que les éléments gondwaniens étaient encore en contact vers la fin du Jurassique, au moins par l'intermédiaire de l'Antarctique, l'Afrique s'en étant séparée la première, au tout début du Crétacé. C'est donc au plus tard de la fin du Jurassique au début du Crétacé que l'on doit dater le tracé gondwanien généralisé. La séquence de l'éclatement du Gondwana serait la suivante, établie principalement d'après BARRON *et al.* (1981) et BARRON (1987a, b), et les datations étant approximatives :

— Afrique-Antarctique : Crétacé inférieur (Berriasien, – 140 MA).

— Inde-Antarctique : Crétacé inférieur (Hauterivien-Barrémien, – 120 MA).

— Inde-Madagascar : Crétacé supérieur (Turonien-Santonien, – 90/80 MA)[80].

— Afrique-Amérique du Sud : Crétacé supérieur (d°).

— Nouvelle-Zélande-Antarctique : Crétacé supérieur (Santonien, – 85 MA).

— Australie-Antarctique : Crétacé supérieur (Maastrichtien, – 70 MA) à Éocène (– 50 MA).

— Amérique du Sud-Antarctique : Paléogène (Éocène, – 55 / – 40 MA, ou début Oligocène, – 38 / – 35 MA).

Le tracé gondwanien au sens large est suivi par les Macrocerinae du groupe *Paramacrocera*+ (fig. 1226), qui comprend un genre d'Afrique orientale, *Chiasmoneurella*, et un genre malgache, *Angazidzia*, tandis que les *Chiasmoneura* se répartissent entre les régions afrotropicale, australasienne et orientale, et que les *Paramacrocera*, groupe-frère des autres genres, couvrent la région néotropicale et l'australasienne (où ils suivent le tracé amphinotique). Chez les *Orfelitini*, et sous réserve d'analyse phylogénétique, le genre *Isoneuromyia* appartient aussi à ce tracé. Il occupe en effet l'Amérique du Sud (y compris sa partie australe), l'Australie et la Nouvelle-Zélande, l'Inde et l'Afrique intertropicale. Il existe quelques *Isoneuromyia* paléarctiques, mais aucune espèce néarctique, ce qui implique une origine récente de ces éléments, probablement à partir de l'Asie méridionale.

La plupart des Keroplatidae gondwaniens sont cependant restreints à l'une ou l'autre des sections du tracé au sens large : tracé gondwanien pantropical, tracé transantarctique, tracé amphinotique. En ce qui concerne les autres insectes suivant ces tracés, on trouvera notamment des commentaires d'intérêt dans les alinéas intitulés « Special Features of the Australian Fauna », consacrés à chaque ordre, dans le volume collectif édité par le CSIRO (1970), *The Insects of Australia*.

80. BARRON *et al.* (1981) assignent le Crétacé moyen (– 100 MA) à cet événement, mais BARRON (1987b) montre les deux plaques distinctement séparées au Turonien supérieur, et HOWARTH (1981) au Sénonien, dans l'hypothèse des dimensions constantes.

Source : MNHN, Paris

Le tracé gondwanien pantropical

Le tracé pantropical (HARRISON, 1928) correspond au tracé gondwanien généralisé moins les régions tempérées à froides de la sous-région chilienne et de la Nouvelle-Zélande. Impliquant tous les éléments du Gondwana, il doit être daté lui aussi du tout début du Crétacé. Il est suivi en général par des lignées contenant de nombreuses espèces. C'est le cas du groupe *Heteropterna*[5] qui montre cependant chez le genre nominatif deux extensions récentes aux régions paléarctique et néarctique (*H. septentrionalis* au Japon, *H. cressoni* aux États-Unis). Les *Orfelini* des genres *Proceroplatus* et *Xenoplatyura* ont le même type de répartition (avec une espèce néarctique pour le premier). Les Lygistorrhinidae suivent également ce tracé, et présentent eux aussi deux extensions tempérées, probablement récentes, au Japon et aux États-Unis ; le genre *Palaeognoriste* a des représentants actuels à Sri Lanka, tandis qu'une espèce fossile est connue de l'ambre de la Baltique[81] (MATILE, 1986a).

Le tracé transantarctique

Il représente l'élément tempéré du tracé généralisé et concerne les lignées « cool-adapted » de BRUNDIN (1965, 1966) ; il est marqué le plus souvent par de petits groupes à répartition ponctuelle sur tout ou partie de son aire, la plus pauvre en espèce étant généralement l'Afrique du Sud (*cf.* BRUNDIN, 1966). Ce tracé (fig. 1212) entraîne des relations de groupes-frères entre les biotes africains et ceux occupant l'Australie + la Nouvelle-Zélande, puisque la plaque africaine a été la première à se séparer de l'Antarctique ; il ne peut être plus récent que le Berriasien. En ce qui concerne les Keroplatidae, il est suivi par les *Chiasmoneura* du sous-genre *Prochiasmoneura*, dont des représentants existent bien en Australie comme je l'avais prédit en 1986.

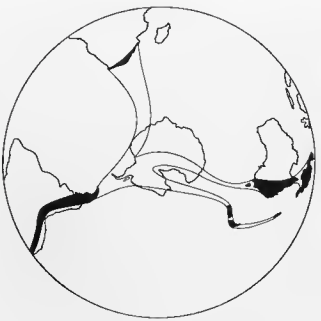


FIG. 1212. — Le tracé transantarctique.

Le tracé amphinotique

Ce tracé relie la région andine de l'Amérique du Sud à l'Australie et à la Nouvelle-Guinée[82] d'une part, à la Nouvelle-Zélande et la Nouvelle-Calédonie d'autre part (fig. 1213). C'est la plus anciennement connue des sections du tracé gondwanien généralisé, puisque dès 1845 HOOKER postulait une liaison terrestre entre ces régions, *via* l'Antarctique, pour expliquer la répartition des Araucarias et autres conifères austraux (voir notamment HARRISON, 1928 ; JEANNEL, 1943 ; CROIZAT, 1958, 1964 ; BRUNDIN, 1965, 1966 ; CRACRAFT, 1975b ; HUMPHRIES, 1981 ; HUMPHRIES & PARENTI, 1986). Comme ce tracé n'inclut ni l'Afrique ni l'Inde, il ne peut être antérieur au Barrémien-Hauterivien, date limite de la séparation Inde-Antarctique. L'Amérique du Sud ne s'est séparée de l'Antarctique occidental que vers la fin de l'Éocène ou le début de l'Oligocène (DALZEL & ELLIOT, 1971 ; FOSTER, 1974 ; KENNETT *et al.*, 1974 ; BARRON *et al.*,

81. JEANNEL (notamment 1943, 1961) a cité de nombreux exemples de lignées gondwaniennes possédant quelques représentants paléarctiques ou néarctiques. Le plus connu est celui des Coléoptères Chiasognathes, dont il existe aussi une espèce fossile de l'ambre balte.

82. Dans les discussions biogéographiques, j'utiliserai ce terme dans son sens géographique, c'est-à-dire Irian-Jaya + Papouasie-Nouvelle-Guinée.

Source : MNHN, Paris

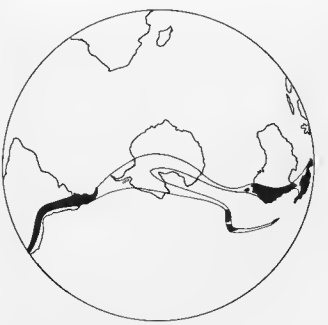


FIG. 1213. — Le tracé amphinotique.

1981 ; OWEN, 1983), mais la séparation de l'Australie, et celle de la Nouvelle-Zélande, remontent au Crétacé supérieur, vers le Santonien. Le créneau du tracé amphinotique se situe donc entre le Barrémien-Hauterivien et le Maastrichtien-Santonien.

L'étude de la phylogénie et de la répartition des Chironomidae Podonominae et Aphrotenii-nae transantarctiques conduit BRUNDIN (1965, 1966) à trois constatations importantes :

1. Le groupe-frère d'un groupe de Nouvelle-Zélande vit toujours en Amérique du Sud, ou en Amérique du Sud *et* (c'est BRUNDIN qui souligne) en Tasmanie + Australie.

2. Il n'existe pas de connexions phylogénétiques directes entre un groupe australo-tasmanien et un groupe néo-zélandais.

3. Un groupe australo-tasmanien représente toujours une lignée apomorphe de la faune chilienne-patagonienne.

COLLESS (1970a) et D. D. MUNROE (1974) ont mis en évidence l'accord de la phylogénie des Ditomyiidae avec les points 1 et 2 de BRUNDIN. En ce qui concerne les Vertébrés, CRACRAFT (1975a, 1980) doute lui aussi de l'existence d'un tracé reliant directement l'Australie et la Nouvelle-Zélande seule ; pour lui, un tel tracé devra être relié dans le futur à Lord Howe et à la Nouvelle-Calédonie lorsque les relations phylogénétiques des Oiseaux et des Chauves-souris seront mieux connues. Il s'agit là en fait de la reconnaissance d'un tracé déjà donné par CROIZAT (1958), comprenant une branche transversale reliant la côte est de l'Australie á la Nouvelle-Calédonie par l'intermédiaire de Norfolk et Lord Howe. CRAW (1979, 1982) a également proposé un tracé reliant l'Australie à la Nouvelle-Zélande, mais incluant l'arc mélanésien interne (voir plus loin, p. 560).

La raison de l'absence de tracé direct Australie-Nouvelle-Zélande réside bien entendu dans le fait que la Nouvelle-Zélande s'est séparée de l'Antarctique à une époque où l'Australie et l'Amérique du Sud y étaient encore reliées. La découverte de taxa montrant une relation de groupe-frère entre Australie + Nouvelle-Zélande, puis Amérique du Sud impliquerait soit un événement de dispersion de l'Australie vers la Nouvelle-Zélande *via* le tracé de CROIZAT et CRACRAFT, soit l'existence à un certain moment d'une barrière entre Amérique du Sud et Australie + Nouvelle-Zélande *avant* l'isolement de cette dernière. Cette configuration pourrait encore correspondre à l'hypothèse d'une Nouvelle-Zélande composite (HOWELL, 1980 ; CRAW, 1982) telle qu'elle est discutée notamment par HUMPHRIES & PARENTI (1986). Il me semble cependant que l'on n'a pas assez pris en considération un certain nombre de barrières susceptibles d'être intervenues dans l'histoire des biotes austraux.

On sait que les éléments constituant l'Antarctique n'ont ni la même nature ni la même histoire (voir la mise au point de ZINSMEISTER, 1987), et BRUNDIN a déjà signalé la différence entre les chaînes montagneuses de Nouvelle-Zélande, de l'Antarctique occidental et du Chili, d'une part, et les boucliers continentaux que représentent l'Australie et l'Antarctique oriental (voir aussi KING & DOWNARD, 1964 ; ZWICK, 1977). Les géologues pensent actuellement que l'Antarctique occidental est formé d'un certain nombre de microplaques, dont la Péninsule Antarctique, qui fut sinon reliée directement, du moins adjacente à la pointe de l'Amérique du Sud pendant tout le Crétacé supérieur. D'autre part, la chaîne transantarctique a pu jouer un rôle de barrière pour certaines espèces à la même époque. Enfin, ZINSMEISTER cite des arguments géophysiques et paléontologiques récents suggérant l'existence de mers épicontinentales tra-

Source : MNHN, Paris

versant l'Antarctique occidental au Crétacé terminal ou au tout début du Tertiaire. En tout cas, l'étude des ammonites de la Péninsule Antarctique a montré que des liaisons marines épicontinentales ont existé entre le Pacifique sud et l'Atlantique sud dès le Crétacé supérieur (THOMSON, 1981). Trois éléments distincts ont ainsi pu séparer les deux Antarctiques pendant le Crétacé.

Il ne faut pas perdre de vue non plus que la mer de Magellan, couvrant l'est de la pointe de l'Amérique du Sud pendant tout le Crétacé (*cf.* RICCARDI, 1987) et la plus grande partie du Tertiaire, n'a laissé entre Antarctique et Amérique qu'un chapelet occidental d'îles ; avec la Péninsule Antarctique, ce chapelet formait un arc insulaire comparable à celui des Antilles. L'appauvrissement de ces dernières à l'heure actuelle, comparé à la richesse des faunes continentales voisines, montre que l'arc insulaire magellanien a certainement joué autrefois un rôle similaire de filtre, démontré par le fait que les biotes suivant le tracé amphinotique sont quand même en nombre relativement peu élevé. Il semble que le rôle de barrière de la mer de Magellan et de l'arc insulaire qui la bordait a été largement sous-estimé en raison de la tendance des biogéographes à ne prendre en compte que les positions respectives des plaques continentales, le plus souvent à l'isobathe 1000.

Parmi les taxa étudiés dans le présent travail, le genre *Paramacrocera* suit ce tracé, qu'il emprunte jusqu'à la Nouvelle-Zélande et à l'Australie, mais sans atteindre ses deux extrêmes, la Nouvelle-Guinée et la Nouvelle-Calédonie (HENNIG, 1960 ; MATILE & GOUJET, 1981). Le groupe *funereum*$^{+}$ du genre *Cerotelion* en occupe une partie (Nouvelle-Zélande et sud de l'Amérique australe). En ce qui concerne les *Orfeliini*, HENNIG cite les genre *Rypatula* et *Pyrtaula*, qui couvrent l'Australie, la Nouvelle-Zélande et l'Amérique du Sud. Je connais un genre inédit de la sous-région chilienne qui est proche de *Neoantlemon*, d'Australie et de Tasmanie. Après révision, il faudra certainement y ajouter certains groupes d'espèces appartenant aux genres *Isoneuromyia* et *Neoplatyura*.

Le genre *Planarivora*, parasite de Planaires terrestres, qui habite la Tasmanie et la sous-région brésilienne, appartient sans doute à une section du tracé amphinotique. Son hôte n'est connu que pour l'espèce tasmanienne et appartient au genre *Geoplana* ; il s'agit d'un des plus plésiomorphes du groupe, avec une répartition typiquement gondwanienne (voir discussion *in* HARRISON, 1928), et la découverte de *Planarivora* dans d'autres éléments de l'ancien Gondwana n'aurait rien de surprenant.

D'autres Mycetophiloidea occupent le tracé Amérique du Sud tempérée, Australie (et/ou Tasmanie) et Nouvelle-Zélande (FREEMAN, 1951 ; HENNIG, 1960 ; D. D. MUNROE, 1974 ; MATILE, 1989c). Ce sont *Australosymmerus* (sous-genres *Australosymmerus s. str.* et *Crionisca, Ventrilobus* et *Araeostylus*) pour les Ditomyiidae, *Synapha, Aneura* et *Neoaphelomera*, et le couple de genres-frères *Trizygia-Paratrizygia* pour les Mycetophilidae. Deux de ces genres, *Neoaphelomera* et *Synapha* prolongent ce trajet jusqu'en Nouvelle-Calédonie (MATILE, *sous presse*). Les Ditomyiidae du genre *Nervijuncta* habitent l'Amérique du Sud, la Nouvelle-Zélande et la Nouvelle-Calédonie (MATILE, 1988d). Les Mycetophilidae du genre *Parvicellula* et les *Ohakunea* (de position systématique indéterminée) existent en Amérique du Sud et en Nouvelle-Zélande. On peut certainement ajouter à ce tracé les espèces australes du genre *Phthinia* (Mycetophilidae), genre qui, dans son ensemble, montre par ailleurs une répartition typiquement amphitropicale. L'Amérique du Sud tempérée et l'Australie se partagent les Mycetophilidae des genres *Paraleia, Paratrizygia* et *Stenophragma* ; ce dernier genre a également été rencontré en Nouvelle-Calédonie. La révision de genres de Mycetophilidae tels que *Mycomya, Neoempheria, Tetragoneura, Mycetophila, Phronia, Trichonta*, etc., ne manquera pas de révéler d'autres groupes d'espèces amphinotiques.

En dehors de certains Mycetophiloidea, HENNIG (1960) cite de nombreux autres groupes de Diptères (« groupes AS ») appartenant à tout ou partie du tracé amphinotique : Tipulidae, Chironomidae, Corynoscelidae (voir aussi HUTSON, 1977), Psychodidae, Dixidae, Thaumaleidae, Simuliidae, Blephariceridae (voir aussi ZWICK, 1977), pour les Nématocères ; Stratiomyiidae, Tabanidae, Empididae, Rhagionidae, Nemestrinidae, Asilidae, Bombyliidae, pour les Brachycères Orthorrhabes, Sciadoceridae et Antbomyzidae seulement pour les Cyclorrhaphes. HENNIG pense toutefois que tous ces groupes ne sont pas encore assez connus phylogénétiquement, et ne prend donc pas position sur le rôle éventuel

Source : MNHN, Paris

de l'Antarctique comme voie de dispersion ou centre évolutif. Il faut encore ajouter aux Brachycères Orthorrhaphes amphinotiques les Pelecorhynchidae (NAGATOMI, 1962b). BRUNDIN (1966) donne évidemment de très nombreux taxa suivant le tracé amphinotique et appartenant aux Chironomidae Podonominae *Podonomini*, aux Aphroteniinae et aux Diamesiinae, VOCKEROTH (1969), au sujet des Syrphidae *Syrphini* (absents du tracé), N. BERNARDI (1973), à propos des Nemestrinidae, et ZWICK (1977), pour les Blephariceridae, ont discuté des « groupes AS » de HENNIG.

Il existe bien entendu beaucoup de groupes animaux et végétaux qui appartiennent au tracé généralisé amphinotique. Le plus célèbre est sans doute celui des *Nothophagus* (voir BRUNDIN, 1966 ; MELVILLE, 1973 ; CRACRAFT, 1975a ; HUMPHRIES, 1981). Il ne saurait être question de tous les énumérer ici, d'autant que bien peu de ces groupes ont fait l'objet de recherches phylogénétiques récentes, comme HENNIG le regrettait déjà pour les Diptères en 1960 (et encore vingt ans plus tard HUMPHRIES, pour tous les groupes...).

LE TRACÉ ORIENTO-AUSTRALASIEN

Il s'agit du tracé classique reliant le sous-continent indien à la région australasienne *via* la péninsule indomalaise, en traversant les lignes de Wallace et de Weber (fig. 1214). La limite de la région orientale n'est manifestement pas la même pour tous les groupes, et il semble bien en tout cas que ces célèbres lignes n'ont pas la même signification pour les Vertébrés que pour les Invertébrés. GRESSITT (1974) pense d'ailleurs qu'il serait plus « réaliste » de prolonger la région orientale de façon à y inclure la Papouasie, la Mélanésie, la Micronésie et la Polynésie, en tout cas en ce qui concerne les Insectes. C'est aussi l'opinion d'HOLLOWAY & JARDINE (1968), qui constatent qu'une partie de ce tracé, celle reliant la Malaisie à l'Australie, correspond à deux tracés temporels, l'un du Miocène, l'autre du Pliocène-Pléistocène (fig. 1215, 1216 ; voir aussi l'important travail de HARRISON, 1928). Le tracé miocène va de la péninsule malaise et aux Philippines à l'arc mélanésien, en épargnant Java, Sumatra, les Célèbes et la majeure partie de Bornéo (fig. 1215). Il correspond à des groupes ayant évolué dans les forêts tropicales de basse altitude de ces régions, et donc adaptés à la chaleur et à l'humidité. Le tracé pliocène-pléistocène correspond au maximum des régressions marines, et relie notamment la péninsule malaise

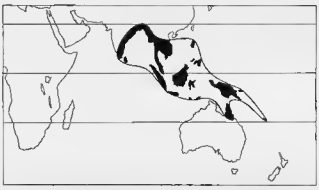
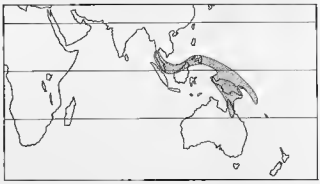
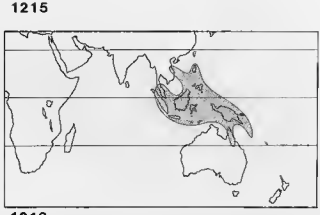


FIG. 1214. — Le tracé oriento-australasien.



1215



1216

FIG. 1215-1216. — Les tracés oriento-australasiens d'HOLLOWAY & JARDINE (1968). 1215 : le tracé miocène ; 1216 : le tracé pliocène-pléistocène.

Source : MNHN, Paris

aux petites îles de la Sonde (Terre de Sunda), puis à la Nouvelle-Guinée, au Queensland et à l'arc mélanésien (fig. 1216) ; il représente une voie montagneuse et tempérée (WINTERBOURNE, 1980). Ces deux voies récentes du tracé oriento-australasien, d'après HOLLOWAY & JARDINE, ne se prolongent ni vers la péninsule indienne à l'ouest, ni vers la Nouvelle-Calédonie à l'est. Il existe cependant des Mycetophilidae du genre *Stenophragma* qui suivent le deuxième de ces tracés jusqu'en Nouvelle-Calédonie (MATILE, *sous presse*).

Lorsqu'un taxon suit le tracé oriento-australasien jusqu'à l'Inde, le problème qui se pose est qu'une autre section temporelle du tracé peut être mise en cause, beaucoup plus ancienne : celle provenant de la dérive de l'Inde, qui partie de l'Antarctique au Crétacé inférieur, est venue heurter la plaque eurasienne à une date d'ailleurs contestée : limite Crétacé-Paléocène pour GAYET, RAGE & RANA (1984), Éocène pour HALLAM (1981), fin Éocène-début Oligocène pour MOLNAR & TAPPONNIER (1977), Oligocène pour BARRON *et al.* (1981). Seule la configuration du cladogramme permet alors de décider en faveur d'une occupation ancienne de l'Inde, ou d'une dispersion récente sur la péninsule à partir du sud-est asiatique. Dans le premier cas, l'élément indien représentera le groupe-frère des éléments du sud-est asiatique + les australasiens ; l'aire d'origine est représentée par l'Inde + l'Australie (+ l'Antarctique). Dans le deuxième cas, l'élément indien sera plus étroitement apparenté à l'élément sud-est asiatique qu'à l'australasien ; l'aire d'origine est australienne. Le troisième cladogramme possible, qui impliquerait une relation de groupe-frère entre l'Inde et l'Australasie, avec un élément sud-est asiatique plus ancien, serait inexplicable selon la tectonique classique, puisqu'à l'époque où l'Inde et l'Australie formaient, par l'intermédiaire de l'Antarctique, une aire géographique unique, c'est-à-dire au Crétacé inférieur, l'Asie du Sud-est s'en trouvait séparée par toute la largeur de la Téthys.

Comme je l'ai dit dans l'introduction à la présente Partie, la théorie de l'expansion terrestre a d'importantes répercussions sur le tracé oriento-australasien, puisque l'Asie du Sud-est, selon cette théorie, serait un élément gondwanien comblant la Téthys entre la « Grande Inde » et l'Australie au moins jusqu'en Hauterivien (fig. 1217). Le cladogramme que je viens de mentionner serait alors tout à fait possible.

La Pacifica de NUR & BEN AVRAHAM (1981) a ici encore un intérêt direct. En effet, bien que d'après ces auteurs aucune collision continentale majeure ne soit associée à la plaque Pacifique, l'un de ses fragments aurait heurté la plaque eurasiatique à la fin du Crétacé ou au début de l'Éocène ; bien que cela ne ressorte pas clairement des schémas donnés, cette microplaque semble correspondre à celle des Philippines. Dans ces conditions, elle représenterait donc une voie de passage entre régions australasienne et orientale, le fragment en question s'étant détaché de l'Australie au Trias. La Pacifica de MELVILLE (1981), au contraire, n'entraîne pas de relations terrestres entre la Pacifica septentrionale (Indochine, Asie du Sud-est, Chine, Corée...) et la région australasienne.

Parmi les Keroplatidae étudiés, les *Chiasmoneura s. str.* suivent le tracé oriento-australasien de l'Inde péninsulaire à Vanuatu. Au contraire, les *Euceroplatus* n'y participent, vers l'Est, que jusqu'à la péninsule malaise. Chez les *Orfeliini*, le genre *Rhynchorfelia*, de Nouvelle-Calédonie, est sans doute étroitement apparenté à *Rhynchoplatyura*, oriental ; les *Rutylapa* néo-calédoniens semblent proches des orientaux (MATILE, 1988c). Ces insectes suivent donc une partie du tracé. Il existe certainement d'autres *Orfeliini* à répartition de ce type, chez des genres très largement répartis, tels *Tylparua* ou *Xenoplatyura*, où des groupes d'espèces pourraient être oriento-australasiens ; il faudrait pour en être sûr étudier la phylogénie de ces espèces. La révision de genres de Mycetopbilidae tels que *Mycomya, Neoempheria, Mycetophila, Epicypta, Aspidiona*, etc., révèlera sans doute d'autres membres du tracé.

LE TRACÉ CIRCUM-TASMANIEN

Ce tracé inclut l'est de l'Australie, la Tasmanie, la Nouvelle-Zélande et la Nouvelle-Calédonie (fig. 1218). La séparation de la Nouvelle-Zélande et de l'Antarctique (et par conséquent l'interruption de ses communications avec l'Australie) est datée du Crétacé supérieur, et plus

Source : MNHN, Paris

précisément du Santonien, il y a 85 millions d'années (HARRISON, BARRON & HAY, 1979 ; BARRON *et al.*, 1981), datation confirmée par la découverte d'un dinosaure en Nouvelle-Zélande (MOLNAR, 1981). La connexion était auparavant assurée par l'intermédiaire de la Terre de Marie Byrd, celle-ci ayant en commun avec la Nouvelle-Zélande une pénéplaine d'âge Crétacé supérieur (MOLNAR *et al.*, 1975 ; ZINSMEISTER, 1987 ; LAWVER & SCOTESE, 1987). La rupture

FIG. 1217. — Rapports de l'Asie du sud-est et du Gondwana oriental au Crétacé inférieur (Hauterivien, — 120 MA) dans l'hypothèse de l'expansion terrestre. D'après OWEN (1983), simplifié, avec l'aimable autorisation de Cambridge University Press.

Source : MNHN, Paris

définitive des connexions terrestres entre Antarctique et Australie s'est produite à l'Éocène inférieur (WEISSEL & HAYES, 1972 ; KENNETT *et al.*, 1980 ; COLEMAN, 1980), ou peut-être au début du Maastrichtien (BARRON, 1987a, b ; FRAKES *et al.*, 1987). L'isolement de la Nouvelle-Calédonie par l'ouverture de la mer de Tasman date de la même période. L'âge du tracé circum-tasmanien ne peut donc être postérieur à la fin du Crétacé supérieur ou au début de l'Éocène.

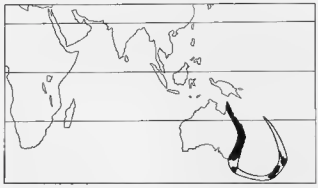


FIG. 1218. — Le tracé circum-tasmanien.

Quant à la Tasmanie, elle a fait partie intégrante des terres émergées australiennes pendant tout le Crétacé, même lors de la plus grande ouverture du rift formé à la marge méridionale de l'Australie lors de l'éclatement du Gondwana (voir les cartes paléogéographiques de FRAKES *et al.*, 1987). Les deux régions ne se sont séparées, au Tertiaire, qu'à l'Oligocène supérieur (WILLIAMS, 1974), puis le détroit de Bass s'est périodiquement ouvert et fermé pendant le Pliocène-Pléistocène ; d'après ROBINSON (1974), toutefois, des faciès marins existent dans le bassin de Bass dès l'Éocène supérieur. Il est probable cependant que ce bassin ait joué pendant un temps assez considérable, et bien avant le Tertiaire, un rôle de barrière entre Tasmanie et Australie. En effet, la Tasmanie compte un grand nombre d'endémiques ; ainsi WILLIAMS (1974) a souligné que 200 des 1 250 espèces d'Angiospermes de Tasmanie étaient endémiques (ainsi que dix genres), comme la plupart des conifères. Quatre genres de Mycetophilidae sont endémiques en Tasmanie : *Austrosciophila, Paramorganiella, Tasmanina* et *Pseudoalysiina* (MATILE, 1989c). On verra plus loin que la phylogénie des Arachnocampinae impose une interruption de la section Tasmanie-Australie du tracé pendant l'existence de la section Tasmanie-Nouvelle-Zélande.

L'Amérique du Sud ne s'étant définitivement séparée de l'Antarctique qu'à l'Éocène, il faut postuler que les biotes qui suivent le tracé circumtasmanien plutôt que l'amphinotique n'ont pas atteint ce continent parce qu'une barrière a joué pour eux à un certain moment (voir p. 555, au sujet du tracé amphinotique), ou parce que leur expansion a été très lente.

On a vu plus haut que CROIZAT (1958), CRACRAFT (1975a) et HUMPHRIES & PARENTI (1986) proposent un tracé Australie-Nouvelle-Calédonie-Nouvelle-Zélande par l'intermédiaire des rides de Norfolk et Lord Howe. Ce tracé est du Miocène inférieur à moyen et est également invoqué par BALOUET (1985) pour la « vicariance intra-Tasmantis » de certains Vertébrés. Je préfère cependant, en ce qui concerne les Mycetophiloidea, l'explication de ce tracé par des événements de vicariance subséquents à la rupture de la Tasmantis, à la fin du Crétacé ou au début du Tertiaire, à l'hypothèse d'une dispersion récente à travers la mer de Corail. Le tracé circum-tasmanien ne doit pas être confondu non plus avec le tracé trans-tasmanien de CRAW (1979, 1982). Celui-ci, en effet, part de la Nouvelle-Guinée et se divise en deux branches dont l'une traverse l'arc mélanésien interne et la Nouvelle-Calédonie pour aboutir en Nouvelle-Zélande, tandis que l'autre couvre les chaînes australiennes orientales et se termine en Tasmanie. Ce type de tracé a généralement été expliqué par une dispersion récente d'origine septentrionale (BRUNDIN, 1965, 1966 ; WINTERBOURNE, 1980 ; CRAW, 1982), encore que CRAW n'exclut pas une explication de type vicariant ; il ne correspond qu'à un très petit nombre de tracés particuliers.

Quoiqu'il en soit, le tracé circum-tasmanien correspond très bien à la carte paléogéographique de l'Albien supérieur-Cénomanien (~ 100 MA) donnée par BARRON *et al.* (1981), où la Tasmantis est accolée à l'Antarctique et à la côte orientale de l'Australie, celle-ci elle-même coupée en deux par la mer de Tambo, ce qui isole l'Australie occidentale et le fragment subsistant de la Nouvelle-Guinée (fig. 1219, 1254).

Chez les Keroplatidae, le tracé circum-tasmanien est suivi par le genre *Arachnocampa* et les quatre espèces de *Paramacrocera* du sous-genre nominatif (ces genres n'existent cependant pas en

Source : MNHN, Paris

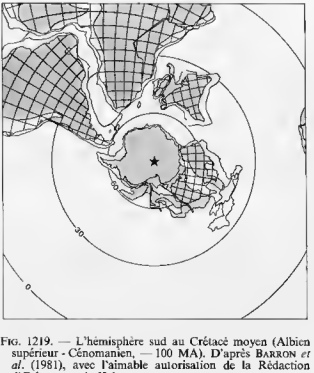


FIG. 1219. — L'hémisphère sud au Crétacé moyen (Albien supérieur - Cénomanien, — 100 MA). D'après BARRON *et al.* (1981), avec l'aimable autorisation de la Rédaction d'*Eclogae geol. Helv.*

Nouvelle-Calédonie) ; c'est aussi celui de *Pseudoplatyura* (Keroplatidae *Orfeliini*), jusqu'ici connu uniquement d'Australie et de Nouvelle-Zélande [83], mais que j'ai cité récemment de Nouvelle-Calédonie (MATILE, 1988c). Un groupe probablement monophylétique d'espèces du genre *Eudicrana* (Mycetophilidae) suit le tracé circum-tasmanien jusqu'en Nouvelle-Calédonie (MATILE, *sous presse*). La section Australie-Tasmanie-Nouvelle-Zélande est sans doute suivie par les *Neoplatyura* (*Orfeliini*) du groupe *monticola* (*cf.* EDWARDS, 1929c), tandis que celle Tasmanie-Nouvelle-Zélande porte le couple *Morganiella-Paramorganiella* (Mycetophilidae). La section Nouvelle-Zélande-Nouvelle-Calédonie est occupée par un groupe d'espèces du genre *Macrocera* (Keroplatidae) (MATILE, 1988c) et un groupe d'espèces du genre *Mycomya* (Mycetophilidae Mycomyinae ; MATILE, *sous presse*) ; on peut y ajouter les Leiinae des genres *Sigmoleia* et *Anomalomyia*, jusqu'ici connus uniquement de Nouvelle-Zélande, et dont je connais plusieurs espèces néo-calédoniennes. La section Australie-Nouvelle-Zélande est représentée par le couple *Ateleia-Cawthronia* (Mycetophilidae), sous réserve de ré-examen de ces genres. HENNIG (1960) a donné un nombre relativement peu élevé d'autres Diptères suivant tout ou partie de la section Australie-Tasmanie-Nouvelle-Zélande.

Il existe également une relation Tasmanie-Nouvelle-Calédonie avec les Mycetophilidae du genre *Neoallocotocera*, mais il est probable que celui-ci existe aussi en Nouvelle-Zélande.

L'hypothèse de l'expansion terrestre ne semble pas avoir de conséquences directes sur le tracé circum-tasmanien ; elle situe en effet elle aussi au début du Tertiaire la séparation de l'Australie, de l'Antarctique, de la Nouvelle-Zélande et de la Nouvelle-Calédonie.

Celle de la Pacifica au sens de NUR & BEN AVRAHAM (1981) n'entre pas en jeu non plus, l'appartenance de la Tasmantis au domaine australien n'étant pas contestée par ces auteurs, pour lesquels les éléments de l'éventuelle Pacifica en étaient largement séparés dès le début du Jurassique. Pour MELVILLE (1981), la Tasmantis est un élément de la Pacifica, qu'il situe au Jurassique le long de la dorsale du Pacifique Sud, mais CRAW (1982), partisan de la Pacifica lui aussi, a rectifié cette incompatibilité avec les données stratigraphiques et, dans sa reconstitution de l'hypothèse de MELVILLE, a réattribué la Tasmantis (diphylétique) à l'Australie et à l'An-

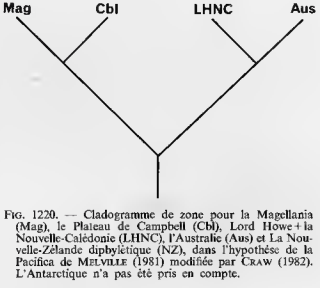


FIG. 1220. — Cladogramme de zone pour la Magellanie (Mag), le Plateau de Campbell (Cbl), Lord Howe + la Nouvelle-Calédonie (LHNC), l'Australie (Aus) et La Nouvelle-Zélande dipbylétique (NZ), dans l'hypothèse de la Pacifica de MELVILLE (1981) modifiée par CRAW (1982). L'Antarctique n'a pas été pris en compte.

83. *Pseudoplatyura souzai* Lane, du Brésil, dont j'ai vu le type, n'appartient pas à ce genre.

Source : MNHN, Paris

tarctique. Dans cette hypothèse de MELVILLE modifiée par CRAW, et en faisant abstraction de l'Antarctique, d'où nous ne pouvons disposer de Keroplatidae en l'absence de fossiles, il y a une relation de zones-sœurs entre le sud de l'Amérique du Sud (j'adopterai dorénavant pour celui-ci le terme de Magellania, employé par MELVILLE) + le plateau de Campbell et la ride de Campbell + la Nouvelle-Calédonie + l'Australie, la Nouvelle-Zélande, composite, chevauchant les deux lignées (fig. 1220). Les biotes suivant un tracé en accord avec cette hypothèse se reconnaîtraient alors au fait qu'ils ne pourraient former un groupe monophylétique sans l'adjonction d'un taxon magellanien frère d'un taxon néozélandais, et non frère d'un taxon couvrant la Nouvelle-Zélande, la Nouvelle-Calédonie et l'Australie. Dans l'hypothèse de KAMP (1980), où une partie de la Nouvelle-Zélande et une partie de la Nouvelle-Calédonie appartiennent à la Pacifica, et où par conséquent la « Canterbury Suite » de Nouvelle-Zélande était au contact de la Pacifica magellanienne, on aboutirait à un cladogramme de même type.

LES TRACÉS TRANSATLANTIQUES

Ces tracés sont au nombre de deux, l'un méridional, unissant l'Amérique du Sud à l'Afrique, l'autre septentrional, reliant la Néarctis à la Paléarctis.

LE TRACÉ TRANSATLANTIQUE MÉRIDIONAL

Ce tracé (fig. 1221), qui relie l'Amérique du Sud et l'Afrique, est bien connu (lignées africano-brésiliennes de JEANNEL, 1943, 1950) et remonte évidemment au plus tard à la rupture définitive entre les deux continents. De l'avis de tous les auteurs, commencée au Néocomien, vers – 130 MA, l'ouverture de l'Atlantique Sud s'est achevée au début du Crétacé supérieur. HALLAM (1981) la place entre le Turonien et le Santonien, vers – 90/85 MA, mais les cartes d'OWEN (1983) situent cet événement dès le début du Turonien, dans l'hypothèse de l'expansion comme dans celle de la constance du diamètre terrestre, tandis qu'HOWARTH (1981) le place au Cénomanien. REYMENT & DINGLE (1987), en tout cas, montrent la dorsale océanique bien établie, et un système de courants océaniques développés, sur leur carte paléogéographique du Turonien moyen ; ces auteurs, cependant, considèrent qu'il a existé une voie possible de migration pour les animaux et les plantes terrestres jusqu'au Coniacien, par l'intermédiaire des rides de Walvis et du Rio Grande. Le créneau porte sur moins d'une dizaine de millions d'années ; il est donc sans conséquences au niveau où nous nous situons ici.

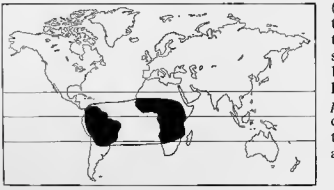


FIG. 1221. — Le tracé transatlantique méridional.

Deux groupes seulement de *Keroplatini* suivent ce tracé. Le premier est le groupe *Hikanoptilon*$^{+}$, où le genre nominatif a des relations de groupe-frère avec deux genres exclusivement néotropicaux, *Placoceratias* et *Neoceroplatus*, et un genre cosmopolite, *Keroplatus*. L'autre est formé de *Ctenoceridion*, dont un sous-genre est néotropical, l'autre afro-oriental. Enfin, le tracé est suivi par deux groupes-frères d'espèces appartenant au genre *Keroplatus*.

Seuls les *Orfeliini* du genre *Lyprauta*, avec plusieurs espèces néotropicales et afrotropicales (dont une espèce malgache) suivent le tracé transatlantique méridional, tandis que je n'ai trouvé aucun autre genre de Mycetophilidae susceptible de lui appartenir. Il existe très probablement des groupes d'espèces africano-brésiliennes dans de grands genres tels que *Neoempheria* ou *Leia*, mais leur mise en évidence doit attendre leur révision phylogénétique. En tout état de cause, peu de Mycetophiloidea appartiennent à ce tracé.

Source : MNHN, Paris

Le tracé transatlantique septentrional

Ce tracé relie l'est de l'Amérique du Nord à l'Europe à travers l'Atlantique Nord (fig. 1222). La rupture définitive entre les deux plaques est datée différemment suivant les auteurs. Si l'on en croit les données de McKenna (1975), obtenues sur les Mammifères fossiles, elle est de l'Éocène inférieur (– 55/50 MA) ; c'est également la datation de Harland *et al.* (1982). Elle est de l'Éocène supérieur (vers – 40 MA) pour Hallam (1981), du Paléocène (– 65/55 MA) pour Smith, Hurley & Briden (1981). La datation la plus ancienne de la rupture des connexions terrestres entre Amérique du Nord et Europe a été fixée au Crétacé supérieur par Dietz & Holden (1970), et les cartes paléogéographiques de Barron *et al.* (1981) montrent les deux continents isolés dès le cours des transgressions du Campanien (– 80 MA) ; celles de Barron (1987b) font encore remonter la séparation au Turonien (vers – 90 MA). Sans doute faut-il voir dans ces considérables différences une conséquence du fait que certains auteurs n'ont pris en compte que les mouvements de plaques, sans considérer les transgressions et les régressions. En l'occurrence, j'aurai tendance ici à privilégier les documents paléontologiques de McKenna, qui démontrent que des relations par voie terrestres ont été possibles, au moins par de courts événements de dispersion (« islands hopping »), jusqu'à la fin de l'Éocène.

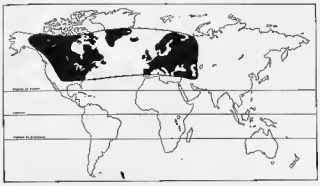


Fig. 1222. — Le tracé transatlantique septentrional.

Vers cette époque, les régions boréales de la Laurasie, à l'est comme à l'ouest, étaient tempérées et recouvertes par la forêt arcto-tertiaire qui, à la fin de l'Éocène, remontait jusque vers 65° de latitude nord. De son côté, l'isthme de Behring était situé plus au nord, et supportait donc des

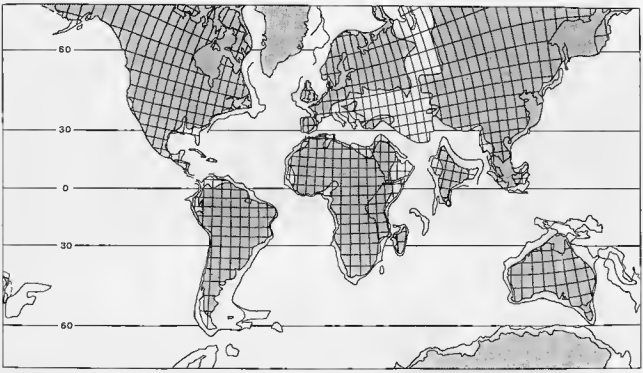


Fig. 1223. — La Terre à l'Éocène supérieur (— 40 MA). D'après Barron *et al* (1981), avec l'aimable autorisation de la Rédaction d'*Eclogae geol. Helv.*

Source : MNHN, Paris

jours plus courts et des températures plus basses : le passage euramericain était donc plus facile que l'amérasien [84]. En même temps, l'Asie était plus ou moins complètement séparée de l'Europe par le bras de mer russe et/ou le détroit de Turgai et son prolongement, la mer d'Obik (fig. 1223), la barrière ne devant s'effacer que vers le milieu de l'Oligocène, période à laquelle, au contraire, la plateforme russe était coupée du sud de l'Europe par la mer transeuropéenne, reliant la mer du Nord à l'Océan Indien (TERMIER & TERMIER, 1952, 1979 ; MCKENNA, 1975 ; BARRON *et al.*, 1981 ; ADAMS, 1981).

Les hypothèses de la Pacifica ou de l'expansion n'ont pas d'influence significative sur le tracé transatlantique septentrional, sauf que la dernière exclut une séparation des deux continents au Crétacé supérieur.

J'ai déjà énuméré les Mycetophiloidea qui suivent ce tracé (MATILE, 1988b). Pour les Keroplatidae étudiés ici, il s'agit des taxa suivants : les deux espèces du genre *Hesperodes*, dont l'une fossile de l'ambre de la Baltique (fin Éocène-début Oligocène), ce qui correspond très bien à la datation proposée par McKenna ; les trois espèces de *Cerotelion* du groupe *johannseni*[*] ; le genre *Rocetelion* et le couple formé par *Keroplatus clausus* et *reaumurii*. Y appartiennent encore les *Macrocera* du groupe *nobilis* (p. 488), et sans doute plusieurs autres groupes d'espèces de ce grand genre. Pour les *Orfeliini*, j'ai cité les *Orfelia* du groupe *discoloria*, les *Isoneuromyia* du groupe *semirufa*, ainsi que les genres *Platyura*, *Macrorrhyncha*, *Asindulum* et *Urytalpa*.

En ce qui concerne les autres Mycetophiloidea, ils sont nombreux à lui appartenir : tous les Bolitophilidae, les Diadocidiidae (à l'exception d'une ou deux espèces néotropicales et d'une espèce tasmanienne probablement introduite), les Ditomyiidae du sous-genre *Symmerus s. str.*, les Mycetophilidae des genres *Paratinia*, *Baeopterogyna*, *Syntemna*, *Anaclileia*, *Ectrepesthoneura*, *Speolepta*, *Impleta*, *Gnoriste*, *Novakia*, *Apolephthisa* et *Tarnania* (MATILE, 1984c, 1988b). Il faut y ajouter des groupes d'espèces de *Mycetophila* (LAFFOON, 1957 ; LÄSTOVKA, 1972), de *Phronia* et *Trichonta* (GAGNÉ, 1975, 1981a), *Pseudexechia* et *Epicypta* (CHANDLER, 1978a, 1981), *Acnemia*, *Monoclona* et les *Allodia* du sous-genre *Brachycampta* (ZAITSEV, 1982a, b ; 1983b ; 1984) ; enfin des groupes d'espèces de *Sciophila* (ZAITSEV, 1982c ; MATILE, 1983) et de *Mycomya* (VÄISÄNEN, 1984). Parmi ces Mycetophilidae, l'âge du tracé transatlantique septentrional est encore corroboré par des fossiles de l'ambre appartenant aux genres *Syntemna* et *Symmerus* (MATILE, 1988b).

L'étude d'autres genres de Mycetophiloidea riches en espèces paléarctiques et néarctiques révèlera sans aucun doute de nombreux couples, ou des groupes entiers d'espèces présentant cette répartition transatlantique, qui doit être très commune dans la superfamille. VÄISÄNEN a fait remarquer que les espèces holarctiques de *Mycomya* sont plus nombreuses dans les régions septentrionales que dans les méridionales, et que les régions les plus au nord de l'Holarctis partagent environ les deux tiers de leur faune de *Mycomya*. Les répartitions transatlantiques sont congruentes entre les couples d'espèces-sœurs de *Mycomya* de VÄISÄNEN et les *Phronia* et *Trichonta* de GAGNÉ, les deux auteurs s'accordant pour reconnaître que les glaciations pléistocènes n'ont joué aucun rôle dans les spéciations, mais bien qu'elles sont dues à la vicariance entre les deux régions en cause. Leurs constatations concordent très bien avec l'aire d'origine septentrionale, au moins fin Éocène, proposée plus haut.

Le tracé transatlantique septentrional est sans doute celui le plus largement suivi par les Diptères, et en ce qui concerne les Bibionomorpha, les mêmes remarques ont pu être faites pour les Cecidomyiidae par ROSKAM (1977, 1979) et GAGNÉ (1984).

LES TRACÉS TRANSPACIFIQUES

Deux tracés suivis par certains Keroplatidae sont d'interprétation délicate ; ils relient la région orientale soit à l'Amérique du Nord, soit à l'Amérique du Sud, à travers le Pacifique (fig. 1224).

84. Il s'agit du moins de l'hypothèse la plus généralement admise. Voir p. 604 au sujet du climat de la terre d'Ellesmere, et la remise en cause par WOLFE (1975) et MATTHEWS (1980), notamment, du concept de végétation arcto-tertiaire.

Source : MNHN, Paris

Le tracé transpacifique septentrional

Ce tracé relie l'Est des États-Unis á la région orientale et se distingue du tracé trans-behringien classique par le fait que les taxa qui l'occupent ne peuplent pas en même temps l'Asie paléarctique. Le passage par l'isthme de Behring ayant été possible pendant le Paléocène, puis du Miocéne supérieur au Pliocène, cette absence ne peut s'expliquer que par des disparitions le long de la marge orientale de l'Asie, par exemple lors des glaciations pléistocènes (ou par des récoltes insuffisantes dans cette région). En effet, aucune des hypothéses géophysiques en concurrence ne place l'Asie du sud-est á proximité de l'ouest de l'Amérique du Nord sans impliquer en même temps le continent asiatique.

Le tracé transpacifique nord n'est suivi que par la tribu des *Robsonomyiini*, avec *Robsonomyia* à l'ouest de l'Amérique du Nord, *Srilankana* de Sri Lanka et *Micrepimera* de l'Ile Christmas (Océan Indien). Le genre-frère de cet ensemble est représenté par *Kelneria*, fossile de l'ambre de la Baltique. Je n'en ai pas trouvé d'autres exemples.

Le tracé transpacifique méridional

Il implique la région orientale, éventuellement la Nouvelle-Guinée et le Queensland, mais pas la Nouvelle-Zélande, d'une part, et l'Amérique du Sud tropicale d'autre part (fig. 1224) ; de fait, il s'agit d'un tracé gondwanien tropical moins l'Afrique, ce qui le date du Crétacé inférieur (Berriasien, – 120 MA ; *cf.* p. 553) ; il suppose la disparition des biotes qui le suivent, et sans doute pour des raisons climatiques, dans la Magellania et le sud de la région australasienne.

Ce type de tracé peut aussi s'expliquer dans l'hypothése de Nur & Ben Avraham (1981), par

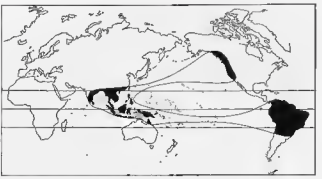


Fig. 1224. — Les tracés transpacifiques septentrional et méridional.

la disjonction d'une aire ancestrale comprenant l'Australasie et la plaque de Phœnix, cette dernière destinée á heurter la Magellania á la fin du Jurassique ou au début du Crétacé, mais il exige aussi une hypothèse de disparition pour raisons climatiques, cette hypothèse incluant normalement la Nouvelle-Zélande, comme celles de Kamp (1980), Melville (1981) et Craw (1982).

Il en va de même avec l'hypothèse de l'expansion d'Owen (1983). Par contre, ce tracé est cohérent avec celle de Shields (1979, 1983), qui met les régions en cause en connexion, au nord de l'équateur du Jurassique supérieur, comme le montre la figure 1210. En ce qui concerne le tracé transpacifique sud, l'hypothése de Shields est donc plus économique dans son âge absolu et dispense de postuler des disparitions.

Le tracé transpacifique sud est suivi par les genres *Platyroptilon* et *Setostylus*, ainsi que par le groupe *Euceroplatus**, formé de ce couple et de son genre-frère, *Euceroplatus*, par le groupe *Xenokeroplatus** (*Xenokeroplatus, Nauarchia* et *Duretina*), et par les *Heteropterna* oriento-néotropicaux si l'on considére que leurs extensions hors de ces régions sont le fait d'une expansion récente. Ce tracé, et ces répartitions, seront discutés plus loin (p. 609 *et seq.*).

LES TRACÉS PARTICULIERS

Je tenterai ici d'élucider dans la mesure du possible l'histoire des différentes lignées de Keroplatidae, en me limitant aux catégories inférieures à la sous-famille. On verra en effet qu'il me sera possible d'assigner à certains genres un âge minimum remontant au moins au Jurassique supérieur. La séparation des sous-familles doit donc remonter au plus tard au Jurassique

Source : MNHN, Paris

moyen, plus probablement au Jurassique inférieur. De cette époque, nous connaissons par les fossiles de nombreuses formes de Mycetophiloidea de position systématique indéterminée (*cf.* généralités, p. 20). La période du Jurassique moyen et inférieur est elle-même obscure pour le biogéographe, puisqu'elle n'implique que la rupture de la Pangée en deux super-continents, Laurasie et Gondwana, comme événement susceptible d'avoir provoqué des vicariances, par la force des choses entre grandes lignées australes et septentrionales. Sans aucun doute d'autres barrières liées à l'eustasie et à l'orogénèse sont intervenues à cette époque et ont joué un rôle important dans la mise en place des faunes et des flores, mais nous ne disposons ici que de données fragmentaires. Dans l'état actuel de nos connaissances, il serait donc aventuré d'émettre une hypothèse sur les parentés de l'espèce ancestrale des Keroplatidae, et par conséquent sur l'origine de la famille, non plus que sur l'origine de sa séparation en trois lignées, Arachnocampinae, Macrocerinae et Keroplatinae : ces événements se perdent dans le brouillard jurassique.

Sous-famille des Arachnocampinae

Les Arachnocampinae appartiennent au tracé circum-tasmanien, sauf qu'ils ne gagnent pas la Nouvelle-Calédonie ; leur âge minimum remonte donc environ à l'Albien supérieur-Cénomanien, vers – 100 MA (*cf.* p. 558). Ils présentent une configuration biogéographique à deux taxa, puisqu'ils sont formés de deux couples d'espèces-sœurs appartenant au seul genre *Arachnocampa*, et classés chacun dans un sous-genre, *Arachnocampa s. str.* et *Campara* (fig. 1225). Ce type de cladogramme ne permet pas d'inférer une aire d'origine ou une direction de spéciation. Le seul renseignement biogéographique que nous donne cette sous-famille est la curieuse relation de régions-sœurs entre la Tasmanie et la Nouvelle-Zélande par rapport à l'Australie, alors que la Tasmanie est considérée comme ayant toujours fait partie du domaine australien.

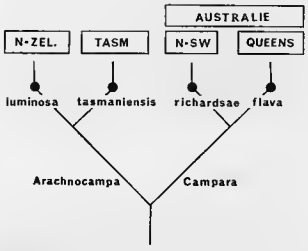


Fig. 1225. — Relations phylogénétiques et répartition des espèces formant le genre *Arachnocampa*.

On ne peut en effet envisager que le genre *Arachnocampa* participe au tracé généralisé transtasmanien de Craw, ni à celui de Croizat et Cracraft (*cf.* p. 560), car dans ce cas *A. tasmaniensis* serait plus étroitement apparenté aux deux espèces australiennes du sous-genre *Campara*, alors qu'il appartient aux *Arachnocampa s. str.*, comme *A. luminosa*. Le détroit de Bass (entre Australie et Tasmanie) ne s'est ouvert définitivement qu'après le Pléistocène, et la possibilité d'une migration récente entre Nouvelle-Zélande et Tasmanie, suivie d'une spéciation, paraît exclue en raison de la biologie des *Arachnocampa*, toujours liés à des conditions sévères d'hygrométrie et d'obscurité. Le problème ne sera pas résolu si le genre existe bien en Nouvelle-Guinée, comme l'a suggéré Harvey (1952) : il est probable que l'espèce néo-guinéenne se révélerait appartenir aux *Campara*, mais s'il s'agissait d'un *Arachnocampa s. str.*, la relation Nouvelle-Guinée-Nouvelle-Zélande-Tasmanie n'en serait pas élucidée pour autant.

En l'état actuel des connaissances, le cladogramme des Arachnocampinae implique qu'une barrière ait existé entre l'Australie et la Tasmanie avant que la Nouvelle-Zélande ne se sépare définitivement de l'Antarctique. Le Bassin de Bass, qui a commencé de se former au Jurassique supérieur, a dû avoir une histoire très tourmentée en raison de l'ouverture du rift ; il a été soumis à d'intenses phénomènes de volcanisme, surtout au Crétacé supérieur et au Miocène supérieur (Robinson, 1974 ; Ludbrook, 1978), et je suggère ici qu'il a pu représenter au Crétacé, et pour certaines espèces fragiles, telles les *Arachnocampa*, une barrière efficace entre l'Antarctique

Source : MNHN, Paris

et l'Australie. Ainsi, l'origine des deux sous-genres proviendrait de la discontinuité apparue entre l'Australie d'une part, et la Nouvelle-Zélande + la Tasmanie d'autre part, ces deux dernières étant au contact, avant la rupture du Gondwana, par l'intermédiaire de la ride de Lord Howe.

Reste à expliquer encore pourquoi si, en raison de sa relation de groupe-frère des Macrocerinae + Keroplatinae, l'espèce ancestrale des Arachnocampinae remonte au moins au Jurassique supérieur, ou plus vraisemblablement moyen, la sous-famille n'a pas peuplé les autres éléments du Gondwana, et en particulier l'Amérique du Sud, qui ne s'est séparée de l'Antarctique occidental que vers la fin de l'Éocène ou le début de l'Oligocène. Il ne faut pas sous-estimer ici le rôle de la mer épicontinentale de Magellan pendant presque tout le Crétacé (*cf.* p. 556). Il est possible encore que la souche ancestrale des Arachnocampinae, apparue sur l'Antarctique oriental et les régions adjacentes, n'ait jamais gagné l'Antarctique occidental, dont on sait qu'il n'a pas la même histoire que l'oriental. Enfin, on peut faire jouer l'hypothèse *ad hoc* d'une disparition du genre dans la Magellania au cours des glaciations pléistocènes. Quoi qu'il en soit, comme je l'ai noté plus haut, l'événement de vicariance à l'origine de l'apparition de la sous-famille est sans doute trop ancien pour qu'il puisse être reconnu.

Sous-famille des Macrocerinae

Tribu des Macrocerini

On a vu dans l'analyse phylogénétique que cette tribu pouvait se diviser en un grand groupe *Macrocera*$^+$ et un petit groupe *Hesperodes*$^+$. Le groupe *Macrocera*$^+$ se divise à son tour en sous-groupes *Paramacrocera*$^+$ (à répartition gondwanienne *s. lat.*), puis *Chiasmoneurella*$^+$ (gondwanien moins l'Amérique du Sud), puis *Angazidzia*$^+$ (d°) (fig. 1226). Si l'on fait abstraction du grand genre *Macrocera*, cosmopolite et donc de peu d'intérêt biogéographique tant que les groupes d'espèces qui le forment ne sont pas révisés, trois taxa sont à prendre en compte : le groupe *Chiasmoneurella*$^+$, le genre *Paramacrocera* et le groupe *Hesperodes*$^+$. Les deux premiers forment ensemble un groupe monophylétique et représentent un fort élément austral relativement plésiomorphe, le second un petit groupe plus évolué à prédominance holarctique.

Groupe *Chiasmoneurella*$^+$

Ce groupe comprend à la fois des éléments tempérés et des éléments tropicaux. Deux de ces genres sont monotypiques et endémiques d'une seule région : *Chiasmoneurella* dans les montagnes d'Afrique orientale, et *Angazidzia* à Madagascar et aux Comores. C'est donc *Chiasmoneura*, avec ses trois sous-genres, *Chiasmoneura s. str.*, *Prochiasmoneura* et *Synesostyla*, répartis dans les régions afrotropicale, australasienne et orientale (fig. 1227), qui fait l'intérêt biogéographique du groupe.

Prochiasmoneura se divise en trois lignées, la première constituée de *Ch. bipunctata* seul (Afrique occidentale), la deuxième, *flavicoxa*$^+$, comprenant des espèces afrotropicales, et la troisième, *fenestrata*$^+$, des espèces australasiennes. Les deux dernières lignées ont entre elles des relations de groupes-frères, au lieu que le sous-genre ne se divise en deux groupes, l'un afrotropical, l'autre australasien, comme le voudrait la logique biogéographique. Le cladogramme implique une origine africaine du taxon, mais l'événement de vicariance susceptible d'avoir provoqué la première division de l'espèce ancestrale est du domaine de la conjecture ; on pourrait toutefois le situer à l'ouverture du chenal trans-érythréen, au Jurassique moyen à supérieur (Termier & Termier, 1952 ; Barron *et al.*, 1981), qui aurait isolé une lignée est-orientale à l'origine de *flavicoxa*$^+$-*fenestrata*$^+$. Quoi qu'il en soit, les relations de parenté entre ces deux derniers impliquent que leur ancêtre commun ne saurait être plus récent que le tout début du Crétacé, avant le Berriasien, au cours duquel les plaques antarctique et africaine se sont séparées.

Le groupe *flavicoxa*$^+$, est-oriental, occupe sans doute une répartition montagnarde relicte, mais la découverte récente d'une espèce de cette lignée en Côte d'Ivoire (Matile, 1988a) indique qu'il

Source : MNHN, Paris

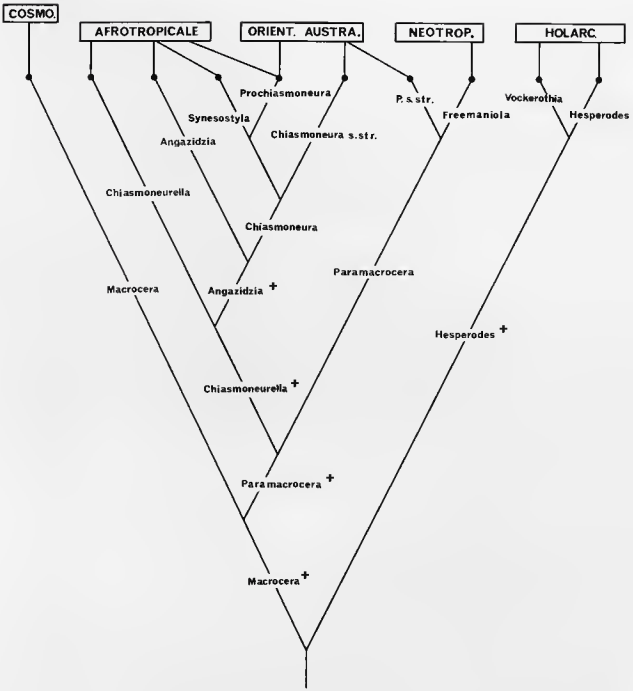


FIG. 1226. — Relations phylogénétiques et répartition des genres et des espèces formant la tribu des *Macrocerini*.

Source : MNHN, Paris

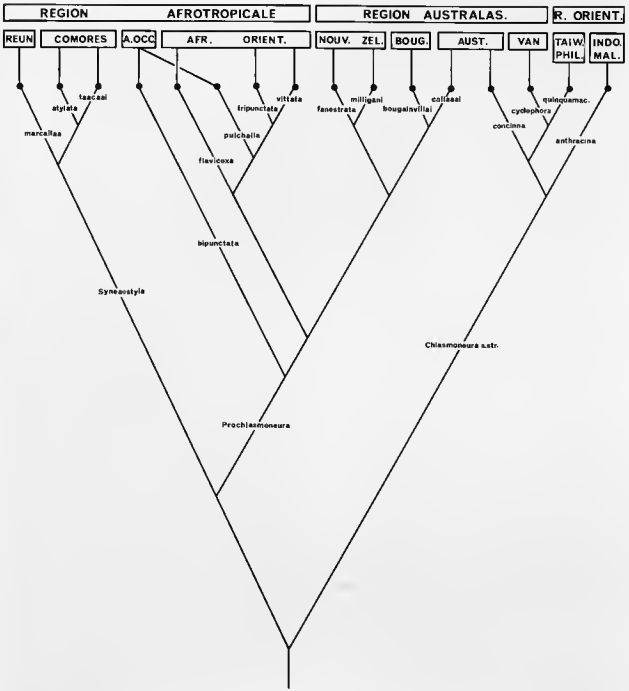


FIG. 1227. — Relations phylogénétiques et répartition des espèces formant le genre *Chiasmoneura*.

Source : MNHN, Paris

faut s'attendre à découvrir d'autres espèces, non seulement au pied des chaînes orientales et le long de la dorsale camerounaise, mais sans doute aussi en basse altitude en Afrique occidentale et centrale.

Le groupe-frère de *flavicoxa*$^{+}$ est représenté par le groupe *fenestrata*$^{+}$, composé de deux espèces néo-zélandaises et de deux autres, l'une du Queensland, l'autre de Bougainville. Il est probable, là aussi, que d'autres espèces soient à découvrir, notamment en Nouvelle-Guinée, à partir de laquelle une souche a pu gagner Bougainville dès le Paléocène, par l'intermédiaire de l'arc insulaire des Salomon. Il est donc prématuré de tenter de rentrer dans le détail de l'histoire australasienne du sous-genre.

Le sous-genre *Synesostyla* habite les Comores et la Réunion. Groupe-frère de *Prochiasmoneura*, il doit avoir le même âge, et ne peut être originaire de ces îles, trop jeunes. Il faut donc qu'il se trouve à Madagascar, comme *Angazidizia insolita*, qui habite à la fois la Grande Comore (La Grille, 800 m) et Madagascar (Ambatolampy, 1 400 m). La faune kéroplatidienne de la Grande Ile est quasi inconnue, mais c'est sans doute à partir d'elle que se sont faites les migrations, forcément récentes, des *Synesostyla* vers la Réunion d'une part, les Comores d'autre part. Cette hypothèse sera bien entendu testée par la présence ou l'absence de ce sous-genre à Madagascar (encore que son absence, vu la déforestation dramatique de la Grande Ile, ne serait guère un test défavorable...).

La répartition du sous-genre tropical *Chiasmoneura s. str.* peut aisément s'expliquer par une série de migrations, soit à partir de l'Australie, soit à partir de l'Inde. On sait en effet qu'en raison des régressions marines, le passage de la région australasienne à l'Asie du Sud-est était plus facile au Miocène qu'il ne l'est actuellement. HOLLOWAY & JARDINE (1968), en se fondant principalement sur la répartition des Lépidoptères Rhopalocéres, des Oiseaux et des Chauves-souris, et sur les données géologiques de VAN BEMMELEN (1949), ont reconnu à cette époque deux tracés, l'un miocène, l'autre pliocène-pléistocène, comme on l'a vu plus haut (p. 557 ; fig. 1215-1216). La répartition actuelle du sous-genre est parfaitement cohérente avec leur tracé pliocéne-pléistocéne.

L'ordre du cladogramme (fig. 1226) nous donne d'abord l'Inde et l'arc indomalais (*Ch. anthracina*), puis l'Australie plus l'arc mélanésien externe, et enfin les Philippines et Taiwan. C'est donc dans la région indomalaise que devrait se situer l'aire d'origine du sous-genre. Vu ses relations avec les autres sous-genres, austraux, il est vraisemblable que l'ancêtre de *Ch. anthracina* soit originaire de l'Inde ; il aurait gagné le sud de l'Asie au Messinien, lorsque s'est accomplie la soudure définitive de la péninsule au continent asiatique (TERMIER & TERMIER, 1979), puis se serait répandu dans l'arc indomalais au Pliocéne-Pléistocène. Ses différentes populations se seraient isolées dans leurs localités insulaires actuelles (Java, Sarawak, trés probablement Sumatra) lors de la transgression post-pléistocène. L'âge récent de cet isolement est corroboré par le fait que les populations continentales et insulaires de cette espéce, maintenant largement séparées, n'ont absolument pas divergé morphologiquement. Les populations de *Ch. quinquemaculata* existant actuellement à Taiwan et aux Philippines n'ont pas divergé non plus, de même que celles de *Macrocera ephaemaeroformis*, espéce connue du Japon, de Chine [85], de Malaisie, de Bornéo et de l'Inde.

Quant au groupe *concinna*$^{+}$, la relation d'espéces-sœurs mise en évidence entre *Ch. cyclophora* (Vanuatu) et *quinquemaculata* (Philippines et Taiwan) indique de toute évidence des données chorologiques incomplètes. Comme pour les *Prochiasmoneura* de cette région, une analyse détaillée est sans doute prématurée, mais si l'on se fie à l'esquisse paléogéographique de la région au Pléistocéne, donnée par TERMIER & TERMIER (1952), sur laquelle j'ai reporté le cladogramme des espéces (fig. 1228), on peut prédire que *Ch. quinquemaculata* ou une espéce étroitement apparentée existe à Bornéo et aux Célébes, et que *Ch. cyclophora*, ou une espéce étroitement apparentée, est à découvrir en Nouvelle-Guinée [86].

En tout état de cause, la répartition du sous-genre couvre entiérement, et même dépasse le tracé pliocéne-pléistocène de HOLLOWAY & JARDINE, qui doit donc être prolongé à la côte est de

85. Première citation ; Yunnan, Wuding, N de Kunming, 2 100 m, 18.X.1987, 1 ♂ (*D. Goujet*). Muséum Paris.
86. Voir aussi les cladogrammes de zones de SCHUH & STONEDAHL (1986) sur les Hétéroptéres Miridae, qui mettent en évidence à plusieurs reprises une relation de zones-sœurs entre les Philippines et Bornéo.

Source : MNHN, Paris

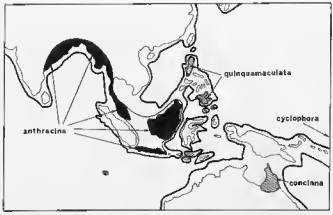


FIG. 1228. — Répartition des espèces du sous-genre *Chiasmoneura s. str.*, reportée sur la carte de la Cathaysie au Pléistocène. Fond de carte d'après TERMIER & TERMIER (1952).

l'Inde d'une part, et à l'arc mélanésien externe d'autre part.

L'histoire du genre *Chiasmoneura* lui-même pose problème : d'une part *Synesostyla*, malgache, n'est le groupe-frère ni des espèces africaines, ni des espèces indo-australiennes, mais bien de *Prochiasmoneura*, d'origine africaine et comprenant en outre des espèces australasiennes ; d'autre part *Chiasmoneura s. str.* étant le groupe-frère des deux autres sous-genres, son espèce ancestrale devait exister en même temps que leur ancêtre commun. La division des *Chiasmoneura* en trois sous-genres ne pourrait s'expliquer que si la plaque indienne s'était détachée du reste du Gondwana oriental avant la plaque africaine, ce qui n'est pas le cas. Il nous faut ici remettre en cause les données géologiques [87] ou les données phylogénétiques, ou émettre des hypothèses *ad hoc* de dispersion. Je préfère m'en abstenir et tenir seulement pour acquis que les trois lignées de *Chiasmoneura* étaient en place au plus tard dès la fin du Jurassique.

En ce qui concerne les modèles expansionnistes, celui de SHIELDS est réfuté, puisqu'il intercale l'Amérique du Sud entre les aires de répartition australo-orientale et africaine ; par contre, ces aires sont en continuité selon le modèle d'OWEN (voir fig. 1261-1262).

Quant à l'espèce ancestrale de l'ensemble du groupe *Chiasmoneurella*, son *terminus post quem non* est forcément antérieur à la séparation de *Chiasmoneura* en trois sous-genres. Ce groupe représente donc un élément gondwanien très ancien, et largement réparti à l'origine. Son espèce ancestrale a dû se diviser en deux lignées bien avant le Crétacé, probablement au Jurassique moyen.

Genre *Paramacrocera*

Ce genre se divise en deux, le sous-genre nominal, australasien, et le sous-genre *Freemaniola*, néotropical (fig. 1229) ; sa répartition est donc typiquement amphinotique, et son âge remonte donc au Hauterivien-Barrémien, vers – 120 MA (*cf.* p. 554). *P. anomala* occupe la sous-région chilienne, tandis que *P. lanei* se trouve en altitude au Pérou. Sans doute cette dernière espèce est-elle remontée le long de la chaîne des Andes à partir du sud du continent, après le Pliocène-Pléistocène : elle représente-

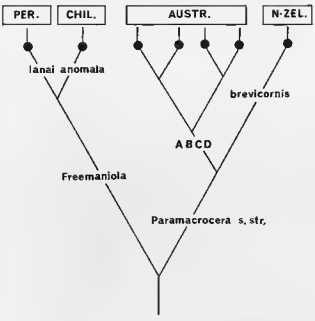


FIG. 1229. — Relations phylogénétiques et répartition des espèces formant le genre *Paramacrocera*.

87. Ainsi, la carte de l'Oxfordien (vers – 150 MA) donnée par BARRON *et al.* (1981) et celle du Kimmèridgien (– 145 MA) de HOWARTH (1981) montrent toutes deux l'Inde accolée à l'Antarctique par toute sa côte orientale, tandis que celle d'OWEN (1983 ; diamètre constant ou 84 % du diamètre actuel) ne l'y maintient plus que par l'intermédiaire de Sri Lanka.

Source : MNHN, Paris

rait la vicariante septentrionale de *P. anomala*, BRUNDIN (1981) a donné de nombreux exemples de ce type d'événements. Les Chironomidae Podonominae et Diamesiinae cités par cet auteur ne se rencontrent toutefois qu'à partir de 1 700 m, alors que *P. lanei* n'a été capturé qu'à 800 m ; sans doute s'agit-il là de la limite inférieure de sa répartition.

L'espèce ancestrale du genre aurait donc occupé le Gondwana au Crétacé inférieur. Les deux sous-genres se seraient individualisés au plus tard à l'Éocène-début Oligocène, lorsque l'Amérique du Sud s'est séparée définitivement de l'Antarctique. Cependant, puisque la lignée australasienne (*Paramacrocera s. str.*) n'a pu se scinder qu'au Crétacé supérieur (Santonien), lorsque la Nouvelle-Zélande s'est séparée de l'Antarctique, et donc des espèces australiennes, il faut postuler que l'événement de vicariance à l'origine de *Freemaniola* et *Paramacrocera* est antérieur à l'Éocène. Sans doute les deux souches se sont-elles isolées en fait depuis l'élargissement de la mer de Magellan, au Crétacé inférieur (voir p. 556). Une alternative serait que l'espèce ancestrale du genre ait appartenu à l'arc antarctique occidental (Magellania, Antarctique Ouest, Nouvelle-Zélande), et que les représentants australiens du sous-genre nominatif proviennent d'une dispersion miocène à travers les rides de Norfolk et Lord Howe (*cf.* p. 560) ; dans ce cas, le *terminus post quem non* de *Paramacrocera* serait reporté au Crétacé supérieur. Je suis cependant en faveur de la première hypothèse ; en effet, les quatre espèces australiennes ont très fortement divergé de l'espèce néo-zélandaise sur le plan des genitalia mâles (*cf.* p. 488), beaucoup plus que ne l'ont fait les espèces du sous-genre *Freemaniola*. D'autre part, on ne voit pas quel événement de vicariance aurait pu, après le Miocène, provoquer l'apparition de ces quatre espèces fort distinctes. Par contre, si les *Paramacrocera* occupaient l'Australie dès le Crétacé inférieur, les transgressions marines qui l'ont divisée en plusieurs blocs au cours de l'Aptien et de l'Albien (*cf.* FRAKES *et al.*, 1987) pourraient être à l'origine de ces lignées. Cette hypothèse est résumée par la figure 1230 ; elle correspond bien, du point de vue datation, à l'âge présumé du groupe-frère de *Paramacrocera*, *Chiasmoneurella*[+].

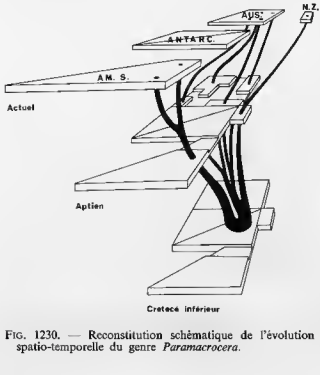


FIG. 1230. — Reconstitution schématique de l'évolution spatio-temporelle du genre *Paramacrocera*.

Groupe *Hesperodes*[+]

Ce petit groupe ne comprend que deux genres, *Hesperodes* et *Vockerothia*. Le premier est un élément tempéré froid connu d'Amérique du Nord (*H. johnsoni*) et, à l'état fossile, d'Europe du Nord (*H. concinnus*, de l'ambre de la Baltique). Comme je l'ai déjà écrit (MATILE, 1980a), il s'agit donc d'un genre typiquement laurasien ; l'ancêtre commun de ses deux espèces ne peut être plus récent que l'époque à laquelle l'Amérique du Nord s'est séparé définitivement de l'Europe, soit l'Éocène inférieur si l'on en croit les données obtenues grâce aux Mammifères fossiles par MCKENNA (1975).

Hesperodes suit donc le tracé transatlantique septentrional, comme de nombreux autres Mycetophiloidea (voir p. 564). Son intérêt est qu'il étaye, avec les *Orfeliini* du genre *Palaeoplatyura*, le niveau spécifique de l'âge de ce tracé, au moins pour les Keroplatidae. De tels couples sont à rechercher, par exemple, entre les nombreux *Mycomya* (Mycetophilidae) de l'ambre de la Baltique, dont l'étude moderne est encore à faire, et les représentants holarctiques actuels de ce genre, récemment révisés par VÄISÄNEN (1984). On notera que l'ambre balte étant daté fin Éocène-début Oligocène (LARSSON, 1978), l'ancêtre commun du couple *H. johnsoni-concinnus*

Source : MNHN, Paris

est sans doute bien antérieur à la rupture de la Laurasie [88].

En ce qui concerne le genre *Vockerothia*, il n'est connu que par une seule espèce péruvienne capturée à relativement basse altitude (800 m), et j'ai fait remarquer dans l'analyse phylogénétique que ses affinités avec *Hesperodes* n'étaient sans doute pas très étroites. BRUNDIN (1966, 1981) a déjà mis en évidence dans les Andes la présence d'éléments septentrionaux tels que certains Chironomidae *Diamesiini*, provenant de migrations post-pléistocènes ; ce ne saurait être le cas de *Vockerothia*, qui doit avoir le même âge que son groupe-frère.

Sans doute faut-il voir dans le groupe *Hesperodes*$^+$ un vicariant septentrional très ancien de l'espèce ancestrale des *Macrocerini*, qui a produit des formes hautement apomorphes (notamment par le développement du sclérite frontal, unique au moins chez les Bibionomorpha), mais peu nombreuses, ou bien dont il ne nous reste que des reliques en voie de disparition, comme ce fût le cas de l'*Hesperodes* des forêts à *Pinus succifer*. L'aire ancestrale du groupe aurait débordé, au Secondaire, au moins sur le nucléus centraméricain, et l'une des ruptures anciennes entre les deux plaques américaines aurait provoqué la vicariance à l'origine de ses deux genres.

Si l'on en croit les données paléontologiques, l'origine des *Macrocerini* se situe au plus tard à la fin de l'Éocène, puisque les genres *Macrocera* et *Hesperodes* étaient déjà individualisés, avec toutes leurs apomorphies, dans la faune de l'ambre de la Baltique. Toutefois les éléments biogéographiques, et notamment ceux fournis par le groupe *Chiasmoneurella*$^+$, nous imposent de reporter bien en arrière l'origine de la tribu. Ces répartitions impliquent en effet que l'espèce ancestrale remonte au moins au Jurassique moyen. L'événement de vicariance à l'origine de la séparation des *Macrocerini* en deux lignées (sans prendre *Macrocera* en compte), l'une australe, *Paramacrocera*$^+$ (*Paramacrocera* + *Chiasmoneurella*$^+$), l'autre septentrionale, *Hesperodes*$^+$, serait donc tout simplement la rupture entre les deux super-continents, Gondwana et Laurasie.

TRIBU DES ROBSONOMYIINI

De tous les groupements de rang générique examinés ici, cette tribu est sans aucun doute celle dont la monophylie est la plus solidement étayée, puisqu'elle est fondée sur une apomorphie probablement unique chez les Diptères, la fragmentation dorsale de la capsule céphalique imaginale. Les *Robsonomyiini* montrent cependant une répartition particulière (fig. 1231), *Robsonomyia*, de l'Ouest de l'Amérique du Nord, a comme genre-frère *Srilankana*, de la région orientale, le couple ainsi formé étant à son tour frère de *Micrepimera*, de l'Ile Christmas (Océan Indien), et le genre fossile de l'ambre balte, *Kelneria*, représentant le groupe-frère de l'ensemble. Nous sommes donc en présence d'un tracé trans-pacifique avec une extension paléarctique.

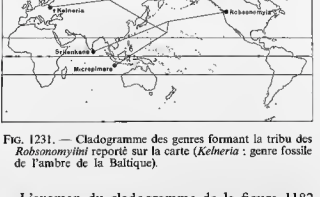


FIG. 1231. — Cladogramme des genres formant la tribu des *Robsonomyiini* reporté sur la carte (*Kelneria* : genre fossile de l'ambre de la Baltique).

L'examen du cladogramme de la figure 1182 montre que les genres actuels sont caractérisés par un nombre exceptionnel d'autapomorphies ; on ne peut manquer d'évoquer le cas du groupe *Hesperodes*$^+$, qui partage d'ailleurs avec les *Robsonomyiini* une partie de leur tracé, celui reliant l'Amérique du Nord et l'Europe oligocène. Toutefois, le genre fossile est ici le groupe-frère de tout le reste de la tribu. Sans doute son tracé, impliquant une relation de zones-sœurs entre la région paléarctique (à l'Oligocène) et l'Asie + l'Amérique du Nord, est-il le résultat de

88. Il existe d'autres exemples d'Insectes vivant actuellement en Amérique du Nord et représentés par la même espèce, ou une espèce très étroitement alliée, dans l'ambre de la Baltique : le Coléoptère Cicindelidae *Megacephala carolina*, et deux espèces de Trichoptères du genre *Phylocentropus* (LARSSON, 1978 ; ROSS, 1953 ; NOONAN, 1986).

Source : MNHN, Paris

disparitions, et faut-il penser, comme pour *Hesperodes*+, à l'avertissement de BRUNDIN (1981) : « *Monotypic genera showing marked morphological gaps in relation to their recent sister groups are often problematical links in biogeographical reconstructions, for there might be reason to suspect that the high degree of deviation signifies earlier extinctions* ».

Groupe-frère des *Macrocerini*, les *Robsonomyiini* doivent avoir le même âge, et donc remonter au Jurassique moyen. Deux hypothèses sont possibles sur leur histoire. On peut les envisager comme un groupe primitivement paléarctique qui se serait scindé en deux lignées, l'une européenne, actuellement éteinte, et l'autre asiatique ; de nombreuses barrières se sont élevées entre ces deux aires depuis la première ouverture du bras de mer russe, et l'une ou l'autre serait à l'origine de cette vicariance. La lignée asiatique aurait gagné l'ouest de l'Amérique du Nord par la Behringia, au plus tard vers la fin du Miocène, lorsque l'isthme était encore boisé. Le haut degré de divergence entre *Robsonomyia* et *Srilankana* (en comparaison avec les deux espèces d'*Hesperodes*, très semblables bien que séparées au plus tard à l'Éocène) m'incline cependant à émettre l'hypothèse que l'événement de vicariance à l'origine des deux lignées est beaucoup plus ancien, et se situe peut-être au Crétacé. L'isolement du bouclier scandinave par l'ouverture du Bras de Mer Russe aurait alors pu donner naissance à *Kelneria*, l'Amérasie étant couverte par le groupe *Micrepimera*+. Cette hypothèse qui correspond bien à l'âge présumé, jurassique, de l'espèce ancestrale de la tribu, trouverait un test favorable avec la découverte en Asie paléarctique d'un genre plus étroitement apparenté à *Robsonomyia* que celui-ci ne l'est à *Srilankana*. Il est également possible que *Kelneria* ait couvert l'Euramérique et ait disparu de part et d'autre de l'Atlantique, ne nous laissant de traces que dans l'ambre de la Baltique. En l'absence de formes américaines fossiles, cette hypothèse n'est évidemment pas testable ; c'est elle, cependant, qui correspond le mieux au modèle général de répartition des Mycetophiloidea septentrionaux.

SOUS-FAMILLE DES KEROPLATINAE, TRIBU DES *KEROPLATINI*

Nous envisagerons successivement ici les différents groupes composant la tribu : *Tolletia*+, *Hikanoptilon*+, *Tergostylus*+, *Xenokeroplatus*+ et *Heteropterna*+.

GROUPE *TOLLETIA*+

Ce groupe cosmopolite comprend le sous-groupe *Cerotelion*+, formé de deux couples de genres, *Cerotelion* et *Mallochinus* d'une part (sous-groupe *Cerotelion*+ *s. str.*), *Rocetelion* et *Paracerotelion* d'autre part (sous-groupe *Paracerotelion*+), le genre *Tolletia* étant à son tour le groupe-frère de ces deux couples (fig. 1232).

Sous-groupe *Cerotelion*+ *s. str.*

Le genre *Mallochinus* est un endémique australien qui ne comprend que deux espèces, l'une de Nouvelle-Galles du Sud (*M. mastersi*), l'autre de Tasmanie (*M. mangalorensis*). Il ne pose donc pas de problème biogéographique particulier.

Comme je l'ai dit au cours de l'étude de la

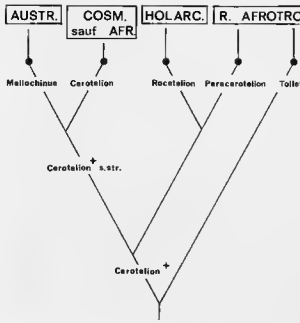


FIG. 1232. — Relations phylogénétiques et répartition des genres formant le groupe *Tolletia*+.

Source : MNHN, Paris

phylogénie du genre *Cerotelion*, l'analyse plus précise entreprise ici remet en question l'hypothèse émise par MATILE & GOUJET (1981). Les éléments nouveaux sont principalement l'émendation du genre, dont certaines espèces ont été transférées à *Rocetelion*, et la découverte d'une espèce orientale, *C. pendleburyi*. S'ils changent quelque peu de composition, les trois lignées reconnues demeurent néanmoins valides : une lignée holarctique (*johannseni*$^+$), une lignée néozélandaise (*bimaculatum*$^+$) et une lignée chilienne (*funereum*$^+$), les deux dernières étant plus étroitement apparentées entre elles qu'à la première. L'espèce orientale représente le groupe-frère de la lignée *johannseni*$^+$, formant avec elle le groupe *pendleburyi*$^+$ (fig. 1233).

Un élément significatif de la répartition des *Cerotelion* est l'absence du genre en Afrique, dans la sous-région brésilienne et en Australie. Il s'agit là d'une répartition amphitropicale atypique, en ce sens que le taxon tropical (*C. pendleburyi*) est le groupe-frère du taxon septentrional, tandis que les groupes amphitropicaux au sens de BRUNDIN (1966) et d'HUMPHRIES & PARENTI (1986) forment un couple nord-sud dont le frère est tropical. Notons cependant que *C. pendleburyi* a été capturé à plus de 1 100 m d'altitude, ce qui implique sous ces latitudes des affinités tempérées.

En ce qui concerne les datations, le *terminus post quem non* de l'ancêtre du groupe holarctique nous est donné, comme dans le cas d'*Hesperodes*, par la séparation définitive de l'Europe et de l'Amérique du Nord, au début de l'Éocène (*cf.* p. 563, tracé transatlantique septentrional). La dichotomie des groupes *bimaculatum*$^+$ et *funereum*$^+$ correspond à la répartition amphinotique du genre *Paramacrocera*, absent d'Afrique comme *Cerotelion*. Nous avons vu plus haut (p. 554) qu'une telle répartition impliquait un âge remontant au Crétacé inférieur. Contrairement à *Paramacrocera*, les *Cerotelion* australs n'occupent pas l'Australie, où ils sont remplacés par *Mallochinus*. Ils appartiennent donc à la branche du tracé couvrant l'arc antarctique occidental ; leur *terminus post quem non* se situe au Santonien. La présence de quatre espèces du genre en Nouvelle-Zélande s'explique aisément par des isolements dûs aux dissections subies par cette région de l'Oligocène au Miocène, et la réunion des deux îles au Pléistocène (*cf.* FLEMING, 1962, 1975).

Un problème se pose pourtant pour expliquer la répartition actuelle du genre : c'est la position phylogénétique du groupe *pendleburyi*$^+$. Aux époques envisagées, les relations terrestres entre la Patagonie et le sous-continent brésilien ont toujours été possibles, quoique sans doute plus ou moins difficile (voir p. 555). Si l'ancêtre de ce groupe avait gagné l'hémisphère nord *via* l'Amérique du Sud, le groupe *pendleburyi*$^+$ serait le groupe-frère du groupe chilien *funereum*$^+$, et non de l'ensemble *funereum*$^+$-*bimaculatum*$^+$. L'ancêtre du groupe *pendleburyi*$^+$ étant du même âge que celui de son groupe-frère, il doit remonter au Crétacé inférieur et, ne peuplant pas l'Afrique, ne peut avoir gagné la Laurasie que par l'intermédiaire de la plaque indienne. Cette espèce ancestrale vicariante du groupe austral aurait pu, vers la fin du Miocène, lorsque l'Inde péninsulaire s'est définitivement soudée au continent asiatique, donner une branche vers le sud-est asiatique et une autre vers l'Asie paléarctique. On devrait alors découvrir une espèce indienne sœur du groupe *pendleburyi*$^+$.

À partir de ce moment, deux solutions sont possibles. La première serait une progression vers l'ouest, l'espèce ancestrale du groupe *johannseni*$^+$ envahissant toute l'Europe et gagnant l'est de l'Amérique du Nord, où demeure à l'heure actuelle *C. johannseni*. Cet événement aurait dû se produire au début de l'Éocène, date la plus récente assignée à la séparation définitive de l'Amérique du Nord et de l'Europe (ou à l'Éocène supérieur selon HALLAM, 1981). Mais ce scénario, envisagé en 1986, ne peut tenir, le Bras de Mer Russe ou le détroit de Turgai et la Mer d'Obik ayant séparé l'Asie paléarctique de l'Europe de la fin du Crétacé au début de l'Oligocène (fig. 1223). Il faut donc, et c'est la seconde solution, qu'à partir de l'Asie paléarctique, la souche *johannseni*$^+$ ait gagné d'une part l'Europe vers l'ouest, à la disparition de la barrière russe, et d'autre part l'Amérique du Nord vers l'Est, par la Behringia. Ces deux dispersions dans des directions opposées ont été possibles dès le Miocène supérieur.

Je suis d'autant plus en faveur de la deuxième hypothèse que le tracé transatlantique septentrional est généralement marqué par un couple d'espèces-sœurs de part et d'autre de l'Atlantique, comme chez *Hesperodes* et bien d'autres, tandis qu'ici *C. johannseni* est l'espèce-sœur de deux espèces paléarctiques. Ce scénario amène à

Source : MNHN, Paris

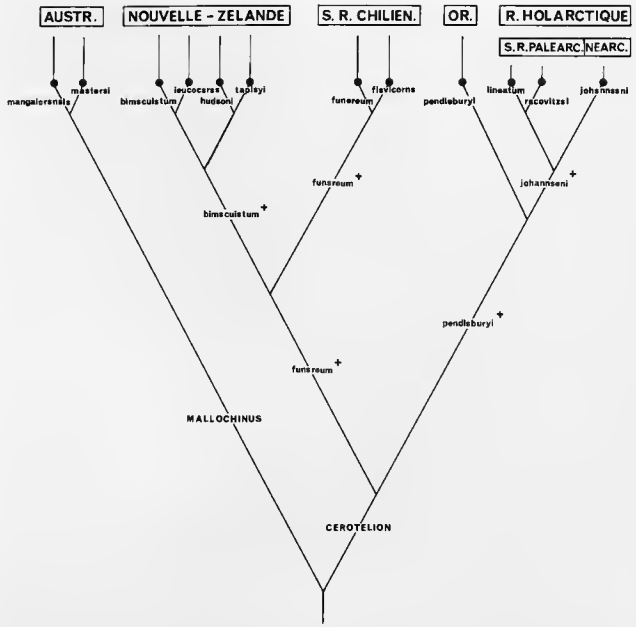


FIG. 1233. — Relations phylogénétiques et répartition des genres et des espèces formant le groupe *Cerotelion*⁺ *s. str.*

prédire l'existence de *C. johannseni*, jusqu'ici connu de l'est de l'Amérique du Nord (du New Hampshire à la Géorgie, également de l'Iowa ; LAFFOON, 1965), ou d'une espèce étroitement alliée, dans l'ouest de l'Amérique du Nord, et d'une espèce voisine nord-asiatique.

L'une des espèces paléarctiques, *C. lineatum*, est répandue de l'Europe du Nord à la région méditerranéenne et aux forêts de la rive iranienne de la Caspienne. L'autre, *C. racovitzai*, est sympatrique avec *C. lineatum* dans ses deux localités connues, la Caspienne et la Roumanie (une grotte du Banat). Sans doute la séparation de ces deux espèces est-elle récente et d'ordre écologique.

Il est permis de penser que la souche ancestrale du groupe *Cerotelion*⁺ *s. str.* s'est divisée en deux avant la fin du Crétacé inférieur ; *Mallochinus* aurait alors occupé l'Australie, *Cerotelion* l'Antarctique, l'Inde péninsulaire, la Magellania et la

Source : MNHN, Paris

Nouvelle-Zélande. Un tel événement de vicariance aurait pu se produire entre le Hauterivien et l'Aptien (approximativement – 130/ – 110 MA). Vers cette époque, en effet, les marges de l'Antarctique sont caractérisées par des dépôts marins, tandis que l'Australie elle-même est fortement disséquée par des mers épicontinentales (TERMIER & TERMIER, 1952 ; LUDBROOK, 1978 ; BARRON *et al.*, 1981 ; THOMSON, 1983 ; FRAKES *et al.*, 1987). Cette hypothèse sur l'évolution du sous-groupe *Cerotelion*$^+$ est retracée sur la figure 1280.

Il est bien évident qu'il n'est nul besoin d'avoir recours à une espèce indienne hypothétique de *Cerotelion* dans les modèles de l'expansion terrestre (fig. 1209-1210). Dans l'hypothèse de SHIELDS (1983) comme dans celle d'OWEN (1983), l'Asie du sud-est, au Crétacé inférieur, se trouve au contact d'un arc allant de la Nouvelle-Guinée à la Magellania, *via* l'Antarctique occidental et la Nouvelle-Zélande pour OWEN (et ce jusqu'au Crétacé supérieur), *via* l'Australie orientale pour SHIELDS. Dans ce cas, l'événement de vicariance se trouvant à l'origine de la lignée *johannseni*$^+$ se situerait lors de l'éclatement de la partie septentrionale de cet arc, au Crétacé supérieur ou au Paléocène. On se retrouve ensuite devant le scénario précédent. Dans les deux cas, toutefois, on n'a pas de traces de la présence du genre dans la zone de passage supposée.

Sous-groupe *Paracerotelion*$^+$ et genre *Tolletia*

Le sous-groupe *Paracerotelion*$^+$ est formé du genre holarctique *Rocetelion*, avec trois espèces néarctiques et une paléarctique (MATILE, 1988b), et du genre afrotropical *Paracerotelion*, confiné à l'Afrique du Sud (fig. 1234).

Une relation d'espèces-sœurs existe entre *Rocetelion humerale*, d'Europe du Nord, et *R. fenestrale*, de l'Est de l'Amérique du Nord. Comme pour les deux espèces du genre *Hesperodes*, l'âge des *Rocetelion* remonte donc au plus tard à l'Éocène inférieur, date limite de la rupture définitive de la Laurasie. La localisation actuelle de *Paracerotelion* pourrait alors s'expliquer comme l'aire relicte d'un groupe tempéré ayant autrefois gagné l'Afrique du Sud à travers le continent lors d'une période froide. Cependant, la relation de groupe-frère existant entre *Cerotelion*$^+$ et *Paracerotelion*$^+$ implique que la naissance de l'ancêtre commun de *Paracerotelion*$^+$ ne saurait être postérieure au Crétacé inférieur.

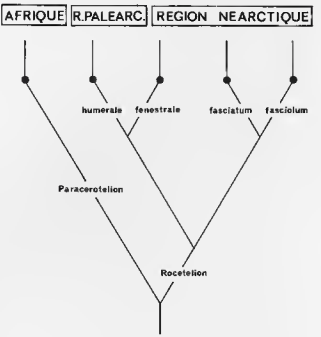


FIG. 1234. — Relations phylogénétiques et répartition des genres et des espèces formant le groupe *Paracerotelion*$^+$.

La souche ancestrale de *Paracerotelion*$^+$ aurait alors occupé le continent africain, voisin de l'aire ancestrale de *Cerotelion*$^+$, et aurait pu se diviser en deux lors de l'apparition du détroit de la Bénoué, qui a séparé le bouclier africain du bouclier du Niger pendant le Crétacé moyen et supérieur. Les populations ayant gagné l'Europe et l'Amérique du Nord avant l'Éocène se seraient divisées entre un groupe holarctique (*R. humerale* et *fenestrale*) et un groupe purement néarctique (*R. fasciatum* et *fasciolum*) ; ceci correspond bien à la liaison terrestre ayant existé entre l'Europe et l'Afrique à la limite Crétacé supérieur-Paléocène (Afreurasie de TERMIER & TERMIER, 1979). Le couple *fasciatum-fasciolum* montre une répartition typiquement néarctique occidentale (Colombie Britannique, État de Washington, Californie), ce qui m'a amené à sérieusement mettre en doute la localité de l'Arkansas citée pour *R. fasciolum* par FISHER (1941) (*cf.* MATILE, 1988b). L'origine de la vicariance du couple ne peut être que post-crétacée, au plus tôt surrection des Laramides à l'Éocène, au plus tard surrection des Rocheuses au Pliocène.

Source : MNHN, Paris

J'ai exprimé en 1988 une hypothèse légèrement différente en ce sens que je supposais alors que la souche ancestrale de *Paracerotelion*+ couvrait à la fois l'Afrique et la Laurasie occidentale. L'événement de vicariance ayant provoqué l'apparition des deux genres aurait été la séparation de l'Europe et de l'Afrique au Paléocène. La présente hypothèse me paraît plus économique. Le test entre les deux sera fourni par la présence éventuelle de *Rocetelion*, ou d'un genre plus étroitement apparenté à lui qu'à *Paracerotelion*, en Afrique occidentale ou du Nord, ou alors de *Paracerotelion* ou d'un genre plus étroitement apparenté à lui qu'à *Rocetelion* dans l'une ou l'autre de ces régions.

Quant au genre *Tolletia*, frère de l'ensemble *Cerotelion*+-*Paracerotelion*+, son origine ne peut être postérieure à celle de ces deux groupes, et il faut donc la situer au plus tard au début du Crétacé. Il n'y a pas lieu de penser que son aire d'origine soit autre que celle qu'il occupe actuellement, à savoir l'Afrique centrale et occidentale. On verra cependant plus loin que l'espèce ancestrale du genre nominatif du groupe *Keroplatus* au sens large ne peut être plus récent que le Jurassique supérieur ; celle du groupe *Tolletia*+ doit donc être du même âge.

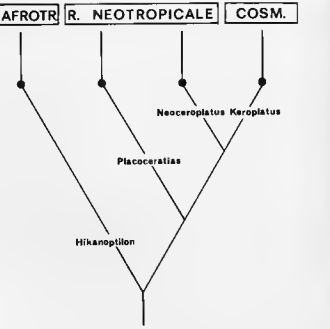


FIG. 1235. — Relations phylogénétiques et répartition des genres formant le groupe *Hikanoptilon*+.

GROUPE *HIKANOPTILON*+

Ce groupe renferme le couple *Neoceroplatus-Keroplatus*, le premier néotropical, le second cosmopolite, dont le genre-frère est *Placoceratias*, et le groupe-frère du sous-groupe *Placoceratias*+ ainsi formé est représenté par le genre *Hikanoptilon*, qui ne renferme qu'une seule espèce, d'Afrique Centrale. Le cladogramme de la figure 1235 implique une relation de zone-sœur entre l'Afrique et l'Amérique du Sud, ce qui donne au groupe *Hikanoptilon*+ un *terminus post quem non* du Crétacé supérieur, date limite de la séparation totale des deux continents (voir p. 553).

Genre *Placoceratias*

Ce genre est exclusivement néotropical ; absent de la sous-région chilienne, il occupe principalement la sous-région brésilienne, une espèce, *P. gorgasi* étant endémique de l'Amérique Centrale et une autre, *P. longimanus*, habitant à la fois cette sous-région et les Petites Antilles[89] (fig. 1236). Le cladogramme montre que le genre se divise en deux lignées, *bimaculipennis*+ et *barettoi*+. La première est purement brésilienne ; la seconde se divise à son tour en une espèce brésilienne, *P. barettoi*, et un sous-groupe *longimanus*+ (*P. longimanus, imitans, confusus* et *gorgasi*), brésilien avec un vicariant en Amérique Centrale.

Dans mon travail sur les Keroplatidae des Petites Antilles et de Trinidad (MATILE, 1982b), je citais *P. longimanus* du Brésil, sur la foi d'un exemplaire ainsi identifié par LANE (1960) de São Paulo, et d'un autre, déterminé par moi-même de l'État de Para. Je suggérais aussi, à l'instar de LANE, que *P. barettoi* et *imitans* pouvaient bien être synonymes de *P. longimanus*. Après révision du genre, il s'avère que ces trois noms correspondent à des espèces distinctes. L'exemplaire de Para appartient en fait à *P. imitans*, tandis que celui de São Paulo a été décrit dans la Partie systématique sous le nom de *P. confusus*.

89. LANE (1961) cite *P. imitans* de Panama ; il s'agit d'une unique femelle qui ne peut être déterminée à l'heure actuelle. C'est probablement celle de *P. gorgasi*.

Source : MNHN, Paris

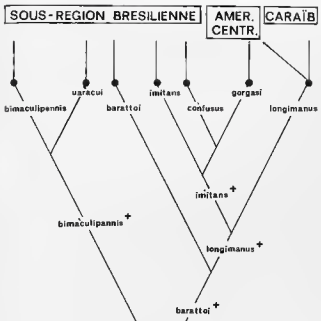


FIG. 1236. — Relations phylogénétiques et répartition des espèces formant le genre *Placoceratias*.

P. longimanus, censé être largement réparti, ne suit donc plus maintenant qu'un tracé Petites Antilles-Amérique Centrale, avec une extension à Trinidad et une autre au Pérou [90]. L'espèce rejoint ainsi le tracé trans-caraïbe que je décrivais pour *Macrocera concinna* et *Lyprauta defecta* (*Orfeliini*). Ce tracé correspondrait à un âge Crétacé supérieur, tout au plus Éocène inférieur, du moins d'après mon hypothèse de 1982 sur l'origine des Keroplatidae des Petites Antilles. Rappelons que cette hypothèse était fondée sur celle des géophysiciens MALFAIT & DINKELMAN (1972), soutenue par ROSEN (1976) principalement d'après la répartition des Vertébrés.

Des données plus récentes, résumées par DONNELLY (1988), contestent que les Petites Antilles soient autre chose qu'un arc volcanique récent (Miocène) dont les parentés faunistiques ont été principalement avec les Grandes Antilles, et très accessoirement avec l'Amérique du Sud. Il est donc plus probable que nous avons ici un tracé Petites Antilles-Grandes Antilles-Amérique Centrale, dissimulé par la grande ignorance où nous sommes de la faune mycétophiloïdienne des Grandes Antilles. Un tel tracé serait au plus tard du Tertiaire moyen selon la mise au point de DONNELLY. C'est donc également le *terminus post quem non* du groupe-frère de *P. longimanus*, le groupe *imitans*+.

La mise en place du genre *Placoceratias* dans la région néotropicale ne peut cependant être aussi récente. Ce genre, en effet, est le groupe-frère du sous-groupe *Keroplatus*+, dont l'un des éléments, *Keroplatus*, doit être daté au plus tard du Jurassique supérieur. La répartition réelle des espèces brésiliennes de *Placoceratias*, pour lesquels nous ne possédons que quelques localités (fig. 1237), est encore trop mal connue pour que l'on puisse ici émettre une hypothèse biogéographique. Sans doute la séparation du genre en deux lignées, *bimaculipennis*+ et *barettoi*+, tient-elle à la séparation de l'Archiguyane et de l'Archibrésil, mais tenter une analyse plus fine en l'état des connaissances relèverait de la spéculation.

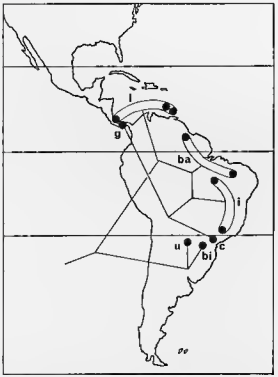


FIG. 1237. — Cladogramme des espèces du genre *Placoceratias* reporté sur la carte. ba : *barettoi* ; bi : *bimaculipennis* ; c : *confusus* ; g : *gorgasi* ; i : *imitans* ; l : *longimanus* ; u : *uaracui*.

90. L'exemplaire cité par LANE de ce pays ne figure plus dans sa collection ; il n'est pas exclu qu'il ait été mal identifié.

Source : MNHN, Paris

Genre *Neoceroplatus*

Comme les précédents, les *Neoceroplatus* sont principalement néotropicaux ; cependant une espèce, *N. samiri*, a gagné l'Amérique du Nord subtropicale, en l'occurrence le Mississipi. Les autres espèces se répartissent entre l'Amérique Centrale (*N. minimax, arnaudi*), les Petites Antilles (*N. delamarei*) et la sous-région brésilienne (*N. dureti, monostylus, lauroi, punctipes, hodeberti, spinosus, paicoenai* et *dissimilis*). Le genre se divise en deux lignées principales, *dureti*+ et *lauroi*+ (fig. 1238). Groupe-frère de *Keroplatus*, l'espèce ancestrale du genre ne peut être postérieure au Jurassique supérieur.

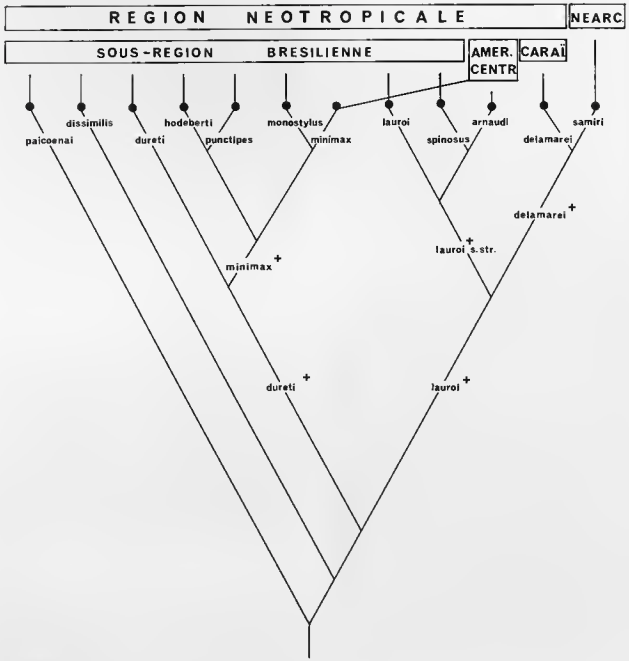


FIG. 1238. — Relations phylogénétiques et répartition des espèces formant le genre *Neoceroplatus*.

Source : MNHN, Paris

La découverte de nombreuses espèces inédites rend caduque l'hypothèse biogéographique, fondée sur trois espèces seulement, émise en 1982 (MATILE, 1982b). Par ailleurs, la répartition actuellement connue de toutes ces espèces est presque uniquement celle des holotypes, ce qui doit bien entendu inciter à la plus grande prudence ! Une indication biogéographique est toutefois donnée par le couple *delamarei-samiri*, dont le tracé relie le sud de l'Amérique du Nord et les Petites Antilles, formant ainsi un élément du tracé généralisé Nord-américain-Caraïbe de ROSEN (1976), que cet auteur date de la fin du Crétacé ou du début du Paléocène. Cependant, s'appuyant sur des données récentes, DONNELLY (1988) postule une liaison Amérique du Sud-Nucléus Centraméricain, *via* les Proto-Antilles, dès le Crétacé moyen, liaison interrompue à la fin du Crétacé. Cette rupture pourrait être à l'origine de la formation du couple *delamarei-samiri*. Cette hypothèse sera testée par la présence aux Grandes Antilles — ou en Amérique Centrale — d'une espèce plus proche de *N. delamarei* ou de *N. samiri*.

D'autre part, le groupe *dureti*$^{+}$ comprend un couple formé de *N. monostylus*, du Pérou, et de *N. minimax*, d'Amérique Centrale. L'espèce ancestrale de ce couple, à partir du nord-ouest du continent, aurait pu gagner le Nucléus Centraméricain lors de la collision entre ces deux régions au début du Tertiaire (DONNELLY, 1988). L'événement de vicariance à l'origine du couple serait alors la réouverture de l'isthme de Panama vers le Miocène. Comme pour *Placoceratias*, j'estime prématuré d'aller plus loin dans la reconstitution de l'histoire du genre.

Genre *Keroplatus*

Par rapport à mon travail de 1986, une seule modification est à effectuer, mais non des moindres : la découverte de *K. tergatus* en Australie, qui rend le genre cosmopolite et recule considérablement son *terminus post quem non*. *Keroplatus* est formé de deux groupes, l'un principalement afro-néotropical, l'autre en majeure partie holarctique (fig. 1187-1188). Le groupe afro-néotropical peut se diviser à son tour en trois sous-groupes, le néotropical (lignées *fiebrigi*$^{+}$ et *mexicanus*$^{+}$), l'afrotropical (lignée *heimi*$^{+}$) [91] et l'espèce isolée australienne, *K. tergatus*, espèce-sœur de ces deux sous-groupes. Le groupe bolarctique renferme les sous-groupes *militaris*$^{+}$ (néarctique), *tipuloides*$^{+}$ *s. str.* (paléarctique) et *testaceus*$^{+}$ (holarctique). Deux espèces asiatiques, *K. nipponicus* et *rufus*, forment le groupe *rufus*$^{+}$, frère de *testaceus*$^{+}$ (fig. 1239).

Le genre se divise donc sans ambiguïté en deux grandes lignées, l'une laurasienne, l'autre gondwanienne. Cette structure classique implique que leur origine se situe à la rupture définitive de la Pangée, au Jurassique supérieur (alors que j'avais fixé le *terminus post quem non* du genre au Crétacé inférieur dans l'hypothèse précédente). Le cladogramme du groupe afro-néotropical et sa relation de groupe-frère avec *K. tergatus* entraînent une relation de zones-sœurs entre le Gondwana occidental (boucliers africain et sud-américain), puis entre celui-ci et l'Australie, en épargnant l'Inde, puisque la seule espèce indienne connue n'appartient pas au groupe gondwanien, mais bien au groupe oriento-holarctique, dont elle possède l'autapomorphie du métépisterne dénudé (*cf.* p. 516). Il s'agit d'ailleurs d'une espèce himalayenne (Simla), et non de l'Inde péninsulaire ; la découverte d'un mâle permettra sans doute de l'attribuer à l'un ou l'autre des sous-groupes de la lignée *testaceus*$^{+}$. La répartition actuelle du genre implique néanmoins l'existence d'une espèce au moins de la lignée gondwanienne sur l'Inde péninsulaire (et d'une sur Madagascar), puisque celle-ci s'est séparée de l'Antarctique après la plaque africaine.

L'espèce ancestrale du groupe afro-néotropical, quant à elle, ne peut être plus récente que la séparation des deux plaques au début du Crétacé supérieur (vers – 80 MA). Des hypothèses chronologiques et biogéographiques plus précises peuvent être tirées de la structure phylogénétique des différents groupes formés par les *Keroplatus* ; elles nous sont fournies par la répartition des espèces holarctiques et néotropicales. Par ailleurs, l'Australie ne s'étant séparée de l'Antarctique qu'au plus tôt à la fin du Crétacé supérieur, c'est-à-dire après la rupture des relations Amérique du Sud-Afrique, il faut ici encore

91. Rappelons que je n'ai pu classer dans aucun groupe l'une des espèces afrotropicales, *K. fuscomaculatus*.

Source : MNHN, Paris

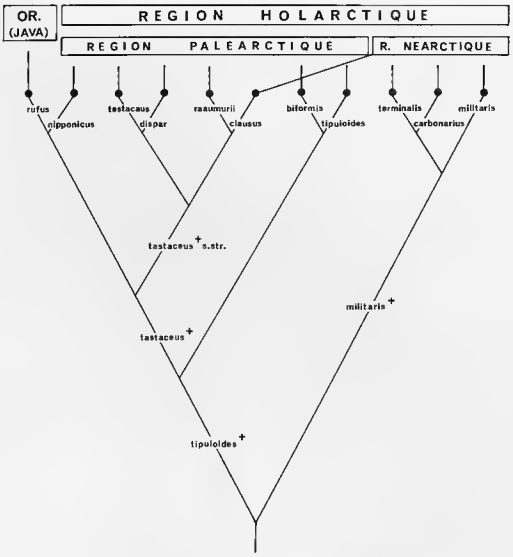


FIG. 1239. — Relations phylogénétiques et répartition des espèces holarctiques (plus *K. rufus*, orientale) du genre *Keroplatus*.

postuler que l'ouverture de la mer de Magellan soit à l'origine de la rupture des deux lignées gondwaniennes.

Groupe laurasien. — Il convient de noter en premier lieu au sujet des *Keroplatus* laurasiens qu'une grande incertitude règne encore sur la répartition réelle de certaines espèces holarctiques. Les identifications des espèces européennes publiées avant mon travail de 1986, fondé sur l'examen des types (MATILE, 1986c) doivent être contrôlées, tandis que les principales données sur les espèces nord-américaines nous viennent de FISHER (1937, 1941), qui s'avoue incapable de trouver des différences entre les genitalia mâles de *K. clausus* et *terminalis*. Dans l'état actuel des connaissances, et sur la base des échantillons que j'ai pu étudier personnellement, la chorologie des espèces holarctiques s'établit ainsi :

K. carbonarius, aisément reconnaissable et pour lequel on peut donc se fier aux localités publiées, occupe l'est des États-Unis, des Grands Lacs à la côte et de l'Indiana au Texas. Il en va de même pour *K. militaris* (j'ai pu contrôler bon nombre des déterminations de FISHER), mais

Source : MNHN, Paris

cette espèce s'étend encore au sud jusqu'en Floride et au nord jusqu'au Nouveau Brunswick [92].

K. clausus a été décrit du New Hampshire, et j'en ai identifié des exemplaires du Canada (Ontario et Québec) ainsi que du nord-est des États-Unis. Quant à *K. terminalis*, sa localité-type se trouve en Colombie Britannique, et j'ai déterminé des spécimens du sud de l'Alaska, de Californie et de Terre-Neuve [93]. Dans ma thèse, j'exprimais des doutes sur les échantillons cités du Texas par FISHER (1941), avec un point d'interrogation (des femelles seulement) ; j'ai pu depuis identifier des mâles de la même localité que celle citée par FISHER (Victoria, au bord du Golfe de Mexico ; US National Museum). LAFFOON (1965) cite aussi le Kansas ; l'espèce est donc largement répandue, et non typiquement circum-arctique, avec une extension aux Montagnes Rocheuses, comme je l'avais cru tout d'abord.

En ce qui concerne les espèces paléarctiques (MATILE, 1986c), *K. tipuloides* habite l'Europe occidentale de la Suède à l'Italie et à l'Allemagne, mais il existe aussi dans les forêts de la rive iranienne de la Caspienne, répartition qui coïncide avec celle de *Cerotelion lineatum*.

K. testaceus n'est connu avec certitude que de Suède, d'Allemagne Fédérale, de Grande-Bretagne et de France [94]. *K. dispar* s'étend de la Suède et de l'URSS aux Pyrénées. Ces espèces ayant été longtemps confondues, il convient d'attendre de nouvelles données avant d'émettre une hypothèse sur l'origine du couple qu'elles forment. Tout au plus peut-on dire que le fait qu'elles soient sympatriques en Europe moyenne et du nord plaide en faveur de la fragmentation d'une aire ancestrale pré-pléistocène, suivie d'une migration une fois la divergence génétique irréversible. La vicariance aurait pu se produire à l'Oligocène, lorsque la plateforme russe a été entièrement séparée du sud de l'Europe par une mer épicontinentale transeuropéenne. *K. testaceus* représenterait alors la souche septentrionale, chassée vers le sud lors des glaciations pléistocènes, et *K. dispar* la souche méridionale.

J'ai divisé *K. reaumurii* en deux sous-espèces. La sous-espèce nominative se trouve en France continentale et dans les forêts iraniennes des rives de la Caspienne, où elle cohabite avec *K. tipuloides* et *Cerotelion lineatum* ; la sous-espèce *pentophthalmus* est citée de Corse, d'Italie et de Roumanie (Olténie), ainsi que du Maroc. Cette répartition est curieuse, et je ne suis pas en mesure d'en proposer une explication tant que les données chorologiques demeureront aussi fragmentaires ; peut-être avons nous ici deux bonnes espèces.

L'espèce japonaise *K. nipponicus* a été décrite d'Hokkaido et de Honshu, tandis que *K. biformis* habite à la fois le Japon (Hokkaido, Honshu) et Sakhaline. *K. rufus* n'est connu que de Java.

Le cladogramme de ces *Keroplatus* (fig. 1239) met en évidence trois couples significatifs d'espèces-sœurs : *reaumurii-clausus* (Europe-Amérique du Nord), *tipuloides-biformis* (Europe + ouest de l'Asie-est de l'Asie) et *nipponicus-rufus* (Japon-Java). Il faut noter que l'existence d'une lignée purement néarctique (*militaris*$^+$) et d'une espèce néarctique au sein du groupe paléarctique (*testaceus*$^+$) implique deux événements de vicariance au sein de ce groupe.

Le couple-clé est ici encore celui formé par *K. clausus* et *reaumurii*, qui suit le tracé transatlantique nord, et dont l'ancêtre ne peut être postérieur à la rupture définitive de la Laurasie, c'est-à-dire au plus tard à l'Éocène inférieur (p. 563). Comme chez les deux autres genres, la répartition est-américaine de *K. clausus* plaide en faveur d'une population ancestrale séparée lors de la rupture des relations Europe-Amérique, plutôt qu'à celle de la disparition de l'isthme de Behring en tant que voie de passage entre Amérique et Eurasie. Ceci date en même temps l'ancêtre du couple *testaceus-dispar*, qui doit être du même âge minimum. Les ancêtres des autres groupes ne peuvent donc être postérieurs à l'Éocène.

En ce qui concerne le couple *biformis-tipuloides*, il est probable que sa souche ancestrale n'a vicarié qu'après l'ouverture de la mer du Japon, à la limite de l'Oligocène et du Miocène (KARIG & INGLE, 1975 ; TERMIER & TERMIER, 1979 ; BARRON *et al.*, 1981).

La relation de groupe-frère entre le couple

92. Nouvelle localité, sans lieu précis de récolte, ni date ; US National Museum.
93. Nouvelle localité : Romaine Brk., 3.VIII. 1961 (*C. P. Alexander* ; US National Museum).
94. La figure de *K. testaceus* donnée par EDWARDS (1913) ne permet pas de trancher entre cette espèce et *K. reaumurii* ; la confirmation que l'espèce britannique du groupe est bien *K. testaceus* m'a été donnée par P. CHANDLER. L'espèce est nouvelle pour la France : Forêt de Paimpont (35), *ex larvae*, éclosions en juillet 1987 et 1988 (*L. Matile* ; Muséum de Paris).

Source : MNHN, Paris

rufus-nipponicus et la lignée bolarctique *testaceus*$^+$ implique que l'ancêtre commun de ce couple ne peut être postérieur à l'Eocène : la naissance de ces deux espèces ne peut être attribuée à une dispersion récente *via* la péninsule indochinoise et l'arc insulaire de la Sonde, ou par les Philippines (tracés d'HOLLOWAY & JARDINE, 1968 : *cf.* p. 557). Sans doute faut-il voir dans la répartition actuelle de ce couple les deux extrémités d'une aire ancestrale pré-éocène couvrant la marge orientale du Pacifique, l'événement de vicariance s'étant produit, comme dans le cas du couple *biformis-tipuloides*, à l'ouverture de la Mer du Japon ; il a pu aussi se produire bien avant, lors de l'une des nombreuses suites de transgressions et de régressions qui ont disséqué cette région depuis le début du Crétacé.

Quant au groupe *militaris*$^+$, il présente lui aussi un couple significatif avec *K. terminalis* et *carbonarius*. Les deux espèces sont sympatriques à l'est des Rocheuses, et comme dans le cas de *K. testaceus-dispar*, ce fait plaide en faveur d'un événement de dispersion après une vicariance ayant séparé leur souche ancestrale, celle de *K. terminalis* à l'Est, celle de *K. carbonarius* à l'Ouest. Cette répartition est classique et peut s'attribuer à la formation de la mer nord-américaine, qui a persisté de la fin du Crétacé inférieur à l'Eocène inférieur (TERMIER & TERMIER, 1952 ; MCKENNA, 1975 ; HALLAM, 1981 ; BARRON, 1987b, etc.). Le *terminus post quem non* de l'ancêtre du groupe *militaris*$^+$ doit donc se situer à la fin du Crétacé inférieur.

La datation proposée, avec les divers événements correspondants, est schématisée par la figure 1240. Dans ma thèse, je n'avais pu identifier et dater l'événement de vicariance qui aurait été à l'origine de la séparation des *Keroplatus* holarctiques en deux lignées principales. La découverte d'une espèce australienne qui recule, on l'a vu plus haut, le *terminus post quem non* du genre au Jurassique, permet d'avancer que cette vicariance entre les deux souches a pu se produire à cette période avec l'ouverture du détroit de Verkboianskj, qui a séparé la Laurasie occidentale de l'orientale de la fin du Jurassique moyen au milieu du Crétacé inférieur ; la transgression arctique séparait en même temps (ou ensuite ?) l'Amérique du Nord du Bouclier Scandinave et celui-ci de l'Asie par le Bras de Mer Russe (voir les cartes de TERMIER & TERMIER, 1952, 1979 ; BARRON *et al.*, 1981 ; HOWARTH, 1981 ; NOONAN, 1986 ; BARRON, 1987b) ; la mer de Sundance, qui s'est ouverte à peu près à la même époque, a pu aussi jouer ce rôle. Cette hypothèse serait testée favorablement par la découverte d'une espèce du groupe *militaris*$^+$ en Asie orientale [95].

Les éléments paléarctiques du groupe devaient déjà être individualisés en trois lignées distinctes lors de la rupture définitive des connexions terrestres entre Amérique du Nord et Laurasie, sans quoi leurs espèces formeraient ensemble un groupe monopbylétique. Il est permis de penser que l'espèce ancestrale de *K. tipuloides* et *biformis* occupait la partie orientale de la Laurasie jusqu'à la fermeture partielle du Bras de Mer Russe, à l'Oligocène. *K. tipuloides* se serait alors progressivement étendu vers l'est pour envahir la Plateforme Russe, tandis que la population japonaise, séparée du continent par l'ouverture de la Mer du Japon, aurait alors donné *K. biformis*, sur l'un ou l'autre des fragments de l'archipel Japon-Sakhaline. La vicariance entre *K. rufus* et *nipponicus* se situe à la même époque (ou encore plus tôt) ; les deux lignées ancestrales auraient alors été sympatriques. Quant à la lignée *testaceus*$^+$, elle a dû se diviser en deux *avant* la séparation définitive de l'Europe et de l'Amérique du Nord. Ceci a pu se produire lors de la formation du Bras de Mer Russe, au Crétacé supérieur-Paléocène, séparant l'espèce ancestrale de *rufus-nipponicus* à l'est de celle de *testaceus*$^+$ *s. str.* à l'ouest.

Les hypothèses émises ci-dessus sont résumées par la figure 1281. Faute de mâle, il n'a pas été possible de déterminer si l'espèce indienne non décrite appartient au groupe *testaceus*$^+$ *s. str.* ou au groupe *rufus*. De même, l'espèce de Sibérie orientale et de Sakbaline [95] n'a pu être située, et il existe certainement d'autres *Keroplatus* à découvrir en Asie paléarctique et tropicale. La nature des relations phylogénétiques de ces espèces permettra de tester ces hypothèses.

95. OSTROVERCHOVA (1979) signale de Sibérie orientale et de Sakhaline un *Keroplatus* « *testaceus* » dont elle figure les genitalia mâles. Le processus ventral ne correspond pas à cette espèce, ni à *K. biformis*, déjà connu de Sakhaline, ni à *K. nipponicus*, géographiquement voisin. Les dessins de cet auteur sont notoirement imprécis, mais les épines gonostylaires pourraient être disposées en groupe, caractère autapomorphe du groupe *militaris*$^+$. Je n'ai pu me faire communiquer cette espèce.

Source : MNHN, Paris

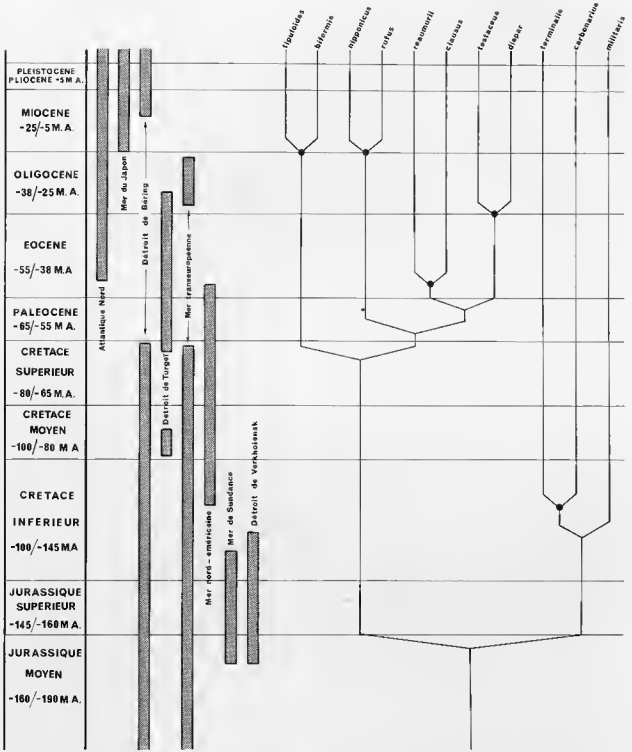


FIG. 1240. — Cladogramme daté des *Keroplatus* holarctiques (plus *K. rufus*, oriental) et événements géologiques ayant pu jouer un rôle dans leur évolution.

Source : MNHN, Paris

Si ce scénario est exact dans ses grandes lignes, c'est-à-dire si le groupe *tipuloides*⁺ est bien d'origine asiatique, et que *K. tipuloides* n'a gagné l'Europe occidentale qu'après la fermeture du Bras de Mer Russe à l'Oligocène, il est possible d'en tirer une conséquence sur la vitesse avec laquelle un tel insecte peut étendre son aire de répartition. Cette espèce, en effet, est inféodée au Polypore *Fomes fomentarius* (p. 266), qui existe en Grande-Bretagne, alors que ce *Keroplatus* spectaculaire n'y a jamais été rencontré. Les connexions terrestres entre la Grande-Bretagne et le continent n'ayant été définitivement rompues qu'il y a moins de 7 000 ans (TERMIER & TERMIER, 1979), on pourrait penser que *K. tipuloides* n'a pas atteint la France avant cette date ; il aurait donc fallu 20 à 30 millions d'années à l'espèce pour s'étendre sur une distance de 5 à 6 000 km ! Il est cependant beaucoup plus vraisemblable que l'espèce occupait autrefois la Grande-Bretagne et en a disparu lors des glaciations pléistocènes. À cette époque, bien que le sud en fut libre de glaces, il n'était couvert que de toundra, comme d'ailleurs la France, et donc dépourvu d'arbres susceptibles de porter son champignon-hôte. L'insecte n'aurait donc pu suivre le repeuplement des Iles Britanniques par celui-ci avant l'ouverture de la Manche. La ligne des arbres, au maximum des glaciations wurmiennes, ayant été repoussée au sud des Pyrénées, et au sud et à l'est des Alpes (*cf.* SCHWARZBACH, 1961 ; BRAQUE, 1987), sa vitesse d'expansion serait alors au maximum de l'ordre de trois km par an.

Groupe néotropical. — Les *Keroplatus* néotropicaux occupent les régions forestières de cette zone à l'exception de celles de la Magellania et des Antilles (fig. 1241). Ils forment deux groupes, l'un limité au sud-ouest de la sous-région brésilienne, et qui n'est formé que de deux espèces (*fiebrigi*⁺), l'autre, plus diversifié (*mexicanus*⁺), occupant l'Amérique Centrale et la sous-région guyanaise (Trinidad jusqu'à plus ample informé).

L'absence de ce genre dans la sous-région antillaise est significative en ce sens qu'elle nous fournit pour les représentants actuels un *terminus ante quem non*, celui des Proto-Antilles (ou de l'arc américano-antillais), entre la fin du Crétacé et le début de l'Éocène (*cf.* p. 579). *K. mexicanus* et *striatus*, d'Amérique Centrale, n'ont sans doute atteint leur répartition actuelle qu'après le rétablissement de l'isthme de Panama, au Pliocène. Cette hypothèse de dispersion récente est fondée sur le fait que ces espèces pratiquement sympatriques (Oaxaca et Vera-Cruz) appartiennent à deux lignées différentes, de parenté brésilienne, et que les espèces nord-américaines ne sont pas apparentées étroitement aux espèces néotropicales : le Proto-isthme de Panama pré-Paléocène n'a donc pas joué le rôle de pont entre les deux sous-continents. La relation de groupe-frère entres groupes néotropical et afrotropical implique que la séparation de la lignée holarctique soit plus ancienne que la division en deux souches de la lignée néo-afrotropicale. Ceci est très compatible avec l'âge minimum inféré pour les espèces holarctiques, dont les deux principaux groupes ont été datés plus baut du Jurassique supérieur. À cette époque, les connexions terrestres septentrionales entre Afrique et Amérique du Sud avaient en effet encore plus de 60 millions d'années à persister.

L'hypothèse de l'expansion terrestre au sens d'OWEN (1983) n'implique pas de changements significatifs dans l'histoire présumée des *Keroplatus* afro-néotropicaux, ni de leur groupe-frère, l'espèce australienne *K. tergatus*. Les cartes d'OWEN, au contraire, donnent entre le sous-continent indien et l'Antarctique, au Jurassique supérieur, des relations plus étroites que dans l'hypothèse du diamètre constant (voir fig. 1209). Or je rappelle que l'espèce indienne (dont les genitalia mâles sont inconnues, et qui n'a donc pu être située dans le cladogramme), appartient au groupe holarctique, et non à l'afro-néotropical. La découverte d'un exemplaire complet permettra peut-être de savoir si les caractères non génitaux utilisés à la base du cladogramme ont été surestimés ; si l'espèce se révélait plus proche de *K. tergatus* ou des afro-néotropicaux, l'hypothèse d'OWEN ne serait plus réfutée.

Le modèle d'expansion de SHIELDS (1979), qui place au Jurassique moyen l'Amérique du Sud au contact de l'Australie *via* la Nouvelle-Guinée, est par contre très cohérent avec les relations phylogénétiques présumées entre *K. tergatus* et les groupes afrotropical et néotropical de *Keroplatus* (voir fig. 1264). Il en va de même de la Pacifica de NUR & BEN AVRAHAM (1981) : la souche originelle du genre se serait trouvée sur l'ensemble Australie-Pacifica ; une branche méridionale occupant l'Australie et la plaque de Phœnix

Source : MNHN, Paris

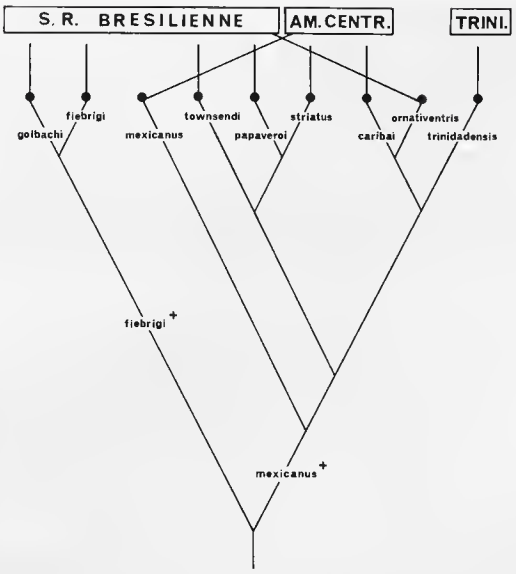


FIG 1241. — Relations phylogénétiques et répartition des espèces néotropicales du genre *Keroplatus*.

serait à l'origine de la lignée afro-néotropicale, une branche septentrionale aurait donné par exemple le groupe néarctique (*militaris*$^+$) *via* la plaque de Farallon et le groupe oriento-holarctique par celle de Kula. Selon ce modèle, il faudrait cependant reculer l'origine du genre au Trias.

GROUPE *TERGOSTYLUS*$^+$

Nous appellerons ainsi l'ensemble formé par les genres *Tergostylus, Xenokeroplatus, Nauarchia, Duretina, Platyroptilon, Setostylus* et *Euceroplatus*, c'est-à-dire le sous-groupe *Platyroptilon* de la page 535, moins la lignée *Heteropterna*$^+$. Rappelons que ce groupe se divise à son tour en trois lignées monophylétiques, dont l'une est formée du seul genre *Tergostylus* et les deux autres par *Euceroplatus*$^+$ et *Xenokeroplatus*$^+$. Les relations de parenté entre ces trois lignées n'ont pu être élucidées (fig. 1204).

Genre *Tergostylus*

Dans l'état actuel de nos connaissances, ce genre est typiquement inféodé aux forêts hygro-

Source : MNHN, Paris

philes de basse altitude de l'Ouest africain (sous-région congolaise au sens large). Trois de ses espèces couvrent les forêts du Zaïre, de Centrafrique et du Cameroun, et donc probablement tout le bloc forestier congolais proprement dit, tandis que deux d'entre elles sont connues uniquement de Fernando Poo (où elles ne forment pas un couple d'espèces-sœurs), et que la dernière habite le bloc forestier guinéen (en l'occurrence la forêt de Taï, en Côte d'Ivoire) (fig. 1242).

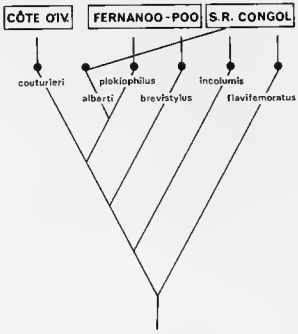


FIG. 1242. — Relations phylogénétiques et répartition des espèces formant le genre *Tergostylus*.

L'allure cténiforme du cladogramme de ces espèces indique soit un manque de récoltes, soit un groupe relativement ancien dont plusieurs représentants auraient disparu. La plupart des événements de spéciation portant sur des lignées forestières afrotropicales sont classiquement expliqués par des pulsations glaciaires-interglaciaires, au cours desquels les blocs forestiers sont successivement isolés et mis en contact. Les principaux blocs montagneux servent de refuges lors des inter-pluviaux, refuges à partir desquels la faune survivante ré-envahit la nouvelle forêt de basse altitude. Dans ces conditions, il faudrait attribuer à *T. couturieri*, endémique de Taï, un âge pléistocène, les Keroplatidae communs à cette forêt et au bloc congolais (*Tolletia vrydaghi, Heteropterna balachowskyi* et plusieurs *Orfeliini*) ayant reconquis le bloc forestier guinéen après cette période.

Quant aux autres espèces de *Tergostylus*, plus ou moins sympatriques dans la région congolaise au sens large, elles seraient les témoins des fluctuations climatiques ayant frappé cet immense bloc forestier lors des inter-glaciaires. La relation de groupes-frères entre d'une part le couple *alberti-plokiophilus*, et d'autre part *T. brevistylus*, implique deux événements de dispersion de la ligne du Cameroun à Fernando Poo. L'aspect cténiforme du cladogramme serait donc plutôt dû à des récoltes insuffisantes, et il faut s'attendre à trouver plusieurs *Tergostylus* inédits dans les régions forestières isolées de l'ouest de l'Afrique.

Sous-groupe *Euceroplatus*[+]

Cette lignée est formée de trois genres, *Euceroplatus, Platyroptilon* et *Setostylus*. Chacun de ces genres a des représentants dans la région orientale ; *Euceroplatus* habite en outre la région australasienne, *Setostylus* la région néotropicale

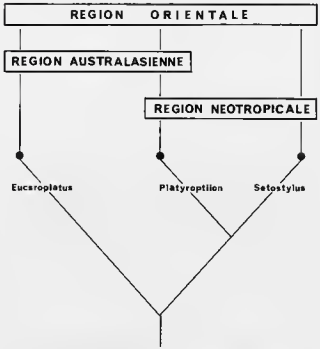


FIG. 1243. — Relations phylogénétiques et répartition des genres formant le sous-groupe *Euceroplatus*[+].

Source : MNHN, Paris

et *Platyroptilon* ces deux régions (fig. 1243). Le cladogramme de zone est typiquement transpacifique et conforme au modèle de dispersion plutôt qu'à celui de la vicariance, puisqu'il donne deux hypothèses de parenté contradictoires : une relation de zones-sœurs entre la région orientale et l'australasienne d'une part, entre la région orientale et la néotropicale d'autre part.

Genre *Euceroplatus*. — Ce genre renferme trois groupes d'espèces : les couples *hutsoni-fascipennis* (*hutsoni*$^+$), exclusivement malais, *notaticoxa-cantrelli* (*notaticoxa*$^+$ *s. str.*), le premier de Sri-Lanka, l'autre d'Australie (Queensland), et le groupe *paucimaculatus*$^+$, qui comprend une autre espèce du Queensland et des espèces de Malaisie, des Philippines, de Nouvelle-Guinée et des Iles Salomon (fig. 1244). La présence en Malaisie d'une part, en Australie d'autre part, de deux espèces appartenant à deux lignées différentes, implique que des événements de dispersion sont intervenus dans l'histoire des *Euceroplatus*.

La répartition du groupe *paucimaculatus*$^+$ implique une aire ancestrale indomalaise s'étendant peut-être de la péninsule malaise à l'Indochine et à la Chine tropicale, aire qui a pu se disjoindre lors de l'ouverture de la mer de Chine méridionale, avant la fin du Miocène. Cet événement de vicariance aurait ensuite été suivi d'une dispersion, au plus tôt Miocène supérieur, vers la Nouvelle-Guinée et l'Australie d'une part, les Iles Salomon d'autre part. Il s'agit du premier tracé d'HOLLOWAY & JARDINE, mentionné plus

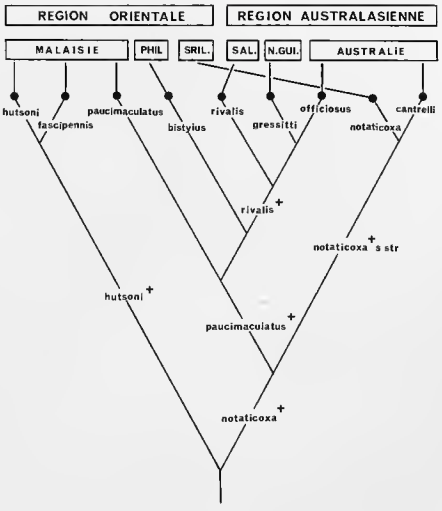


FIG. 1244. — Relations phylogénétiques et répartition des espèces formant le genre *Euceroplatus*.

Source : MNHN, Paris

haut (p. 570) au sujet du genre *Chiasmoneura*. Il correspond parfaitement à la répartition de *paucimaculatus*$^{+}$ (fig. 1245).

Le couple *hutsoni-fascipennis* est sympatrique dans la péninsule malaise, et plus précisément dans les Fraser's Hills, à une altitude atteignant ou dépassant 1 300 m ; ces deux espèces doivent occuper des niches distinctes, ou l'une d'entre elle n'a gagné que récemment cette aire de répartition.

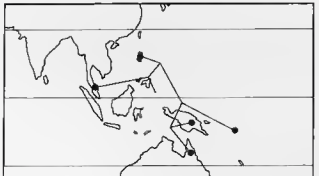


FIG. 1245. — Cladogramme des espèces d'*Euceroplatus* du groupe *paucimaculatus*$^{+}$ reporté sur la carte.

Au contraire, la répartition de la lignée *notaticoxa*$^{+}$ *s. str.* sur une aire disjointe entre Sri Lanka et le Queensland pose problème. Une répartition de ce type peut en effet avoir deux causes : ou bien ce couple est apparu par vicariance lorsque la plaque indienne s'est séparée de la plaque australienne à la fin du Crétacé moyen, ou bien il représente les deux extrêmes du deuxième tracé, pliocène-pléistocène, d'HOLLOWAY & JARDINE, qui relie la péninsule malaise aux îles de la Sonde, et serait prolongé jusqu'à l'Inde méridionale, comme on l'a vu pour les *Chiasmoneura* du sous-genre nominatif (p. 570), et ici, en l'occurrence, jusqu'à Sri Lanka.

Il est difficile de choisir entre les deux hypothèses. Comme on le verra plus loin, il existe des raisons de penser que les deux autres genres du groupe *Euceroplatus*$^{+}$ ont un *terminus post quem non* remontant au moins au Crétacé supérieur. Si l'origine du couple *notaticoxa-cantrelli* doit être attribuée à la fin des connexions entre la plaque indienne et l'Australie *via* l'Antarctique, il faudrait faire remonter cet événement au plus tôt au Hauterivien, c'est-à-dire au Crétacé inférieur, et dans ce cas le couple serait le groupe-frère plésiomorphe du reste du genre, et non de *paucimaculatus*$^{+}$ seulement. Il paraît donc plus raisonnable de retenir la deuxième hypothèse ; c'est donc du Pliocène-Pléistocène qu'il faudrait dater l'origine du couple *notaticoxa-cantrelli*. Dans les deux cas, d'autres espèces apparentées doivent exister en Inde, en Malaisie et dans l'archipel de la Sonde.

Sous réserve d'inventaire, on peut donc proposer le déroulement suivant. Le genre *Euceroplatus* aurait eu une aire ancestrale pré-miocène en Asie tropicale. La souche primitive aurait d'abord donné l'ancêtre du couple *hutsoni*$^{+}$ et celui de *notaticoxa*$^{+}$. Si l'on en juge par l'altitude de capture du premier couple (vers 1 300 m), cette première vicariance serait d'ordre écologique. L'aire ancestrale du groupe *notaticoxa*$^{+}$ se serait ensuite fragmentée en deux zones, l'une occidentale (ancêtre de *notaticoxa*$^{+}$ *s. str.*, couvrant l'Inde péninsulaire et Sri Lanka), l'autre orientale (ancêtre de *paucimaculatus*$^{+}$). Cet événement ne peut être antérieur à l'Éocène, lorsque la plaque indienne est venue heurter la plaque eurasiatique ; il y a pu avoir là spéciation par dispersion, par-deçà le front de la plaque indienne (rappelons que sa suture définitive avec le continent n'a eu lieu qu'à la fin du Miocène). Vers la fin du Miocène, à l'ouverture de la mer de Chine méridionale, l'ancêtre du groupe *paucimaculatus*$^{+}$ s'est séparé en un élément philippin et un élément malais (des populations de l'un ou de l'autre, ou des espèces apparentées, sont à rechercher dans la péninsule indochinoise). Enfin, deux dispersions fin Pliocène-début Pléistocène, *via* l'arc mélanésien externe, seraient à l'origine de la lignée australasienne *rivalis*$^{+}$ et d'*E. cantrelli*. Cette hypothèse est représentée par le diagramme de la figure 1282 ; elle implique un grand nombre de dispersions, et sera testée par la découverte d'espèces géographiquement intermédiaires et conformes ou non au cladogramme proposé ici.

Les deux modèles expansionnistes mettent les différentes aires occupées par le genre en continuité, jusqu'au Crétacé inférieur pour OWEN ; ils conviennent donc mieux à une explication de la répartition actuelle du genre (fig. 1266-1267).

Source : MNHN, Paris

L'événement de vicariance entre la lignée méridionale *notaticoxa*$^{+}$ *s. str.* et la lignée septentrionale *paucimaculatus*$^{+}$ serait alors la séparation récente (dans l'hypothèse de l'expansion) des deux aires.

Genre *Platyroptilon*. — Les éléments nouveaux obtenus depuis 1986 m'ont permis d'établir pour les représentants oriento-australasiens de ce genre une hypothèse de phylogénie argumentée. Faute d'avoir pu examiner toutes les espèces néotropicales, je n'ai pu donner pour les *Platyroptilon* de cette région qu'une hypothèse très provisoire. Il semble cependant acquis que le genre est formé de trois groupes monophylétiques dont deux, néotropicaux, ont des relations de groupes-frères, l'ensemble représentant le groupe-frère des éléments oriento-australasiens (fig. 1246-1247).

En ce qui concerne les *Platyroptilon* néotropicaux, le cladogramme proposé (fig. 1246) n'est pas suffisamment argumenté pour qu'il soit raisonnable d'en analyser la biogéographie. L'un des groupes, *miersii*$^{+}$, occupe exclusivement la sous-région brésilienne, tandis que l'autre, *lanei*$^{+}$ est plus occidental, avec une extension brésilienne : une hypothèse de phylogénie regroupant les espèces occidentales d'une part, les espèces orientales d'autre part, serait plus satisfaisante pour l'esprit. Tout au plus peut-on dire, comme pour les *Keroplatus*, que les *Platyroptilon* néotropicaux n'habitant pas les Antilles (jusqu'à plus ample informé), leur âge ne peut être antérieur à la fin du Crétacé ou au début de l'Éocène.

La répartition des *Platyroptilon* oriento-australasiens (fig. 1247) est du même type que celle des *Euceroplatus* ; on pourrait donc les dater du deuxième tracé d'Holloway & Jardine, plio-

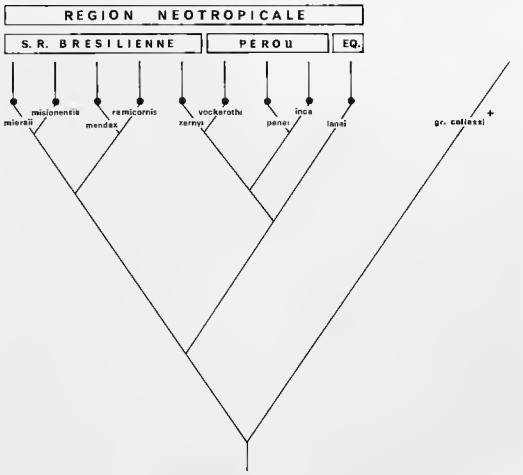


Fig. 1246. — Relations phylogénétiques et répartition des espèces néotropicales du genre *Platyroptilon*.

Source : MNHN, Paris

céne-pléistocéne. Ils n'en occupent cependant que la partie orientale, ce qui entraîne á prédire l'existence d'une espéce indienne á découvrir. Dans cette hypothése, ce serait donc lors de la transgression post-pléistocéne que se seraient isolées, par une série de migrations, les souches des différentes espéces du groupe *collessi*+.

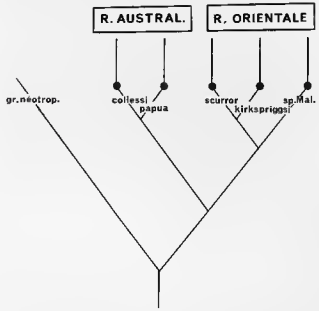


FIG. 1247. — Relations phylogénétiques et répartition des espéces oriento-australasiennes du genre *Platyroptilon*.

Ce scénario est sans aucun doute le plus économique sur le plan de la datation. Il en existe cependant un autre, plus économique cette fois sur le plan paléogéographique : c'est celui qui situerait l'origine du groupe au Crétacé. Certains géologues pensent en effet qu'á cette époque Timor et toutes les îles de l'Arc externe de Banda, dont les portions est et sud-est du Sulawesi, appartenaient á la marge continentale de l'Australie-Nouvelle-Guinée (AUDLEY-CHARLES, 1978 ; fig. 1248). L'ancêtre du groupe *collessi*+ aurait alors occupé une aire émergée continue, les spéciations ayant été provoquées par leur isolement ultérieur.

La validité de cette hypothése repose sur la position phylogénétique du *Platyroptilon* malais, qui n'est connu que par une seule femelle, mais dont cependant l'appartenance á la lignée *collessi*+ est étayée par cinq synapomorphies non génitales (*cf.* p. 522). Si l'aire d'origine du groupe était gondwanienne, et que cette espéce se soit

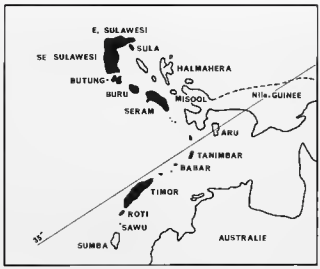


FIG. 1248. — Reconstitution de la marge nord-ouest de l'Australie au Secondaire. D'après AUDLEY-CHARLES (1978), modifié, avec l'aimable autorisation d'Elsevier Science Publishers.

différenciée á la suite d'une migration lors de la régression pléistocéne, elle devrait en effet être plus étroitement apparentée au couple *scurror-kirkspriggsi*, et non former l'espéce-sœur du groupe *collessi*+ *s. str.* La séparation de celui-ci en deux couples repose largement sur les genitalia mâles, et la découverte d'un exemplaire de ce sexe permettra de choisir entre les deux hypothéses. Je suis cependant davantage en faveur de la deuxiéme en raison de l'âge minimum présumé du genre, et aussi parce que si les *Platyroptilon* néotropicaux n'ont pu gagner les Antilles par dispersion, on voit mal pourquoi ceux du groupe oriento-australasien auraient pu accomplir sans difficulté la série de migrations impliquées par la premiére.

Les *Platyroptilon* posent un problème important en ce sens que leur répartition implique un tracé transpacifique tropical. Dans l'état actuel de nos connaissances, un tel tracé ne peut s'expliquer que par une aire ancestrale couvrant le Gondwana, au plus tard au Paléocène, époque á laquelle des liaisons terrestres existaient encore entre l'Amérique du Sud, l'Antarctique et l'Australie, tandis qu'elles étaient rompues entre l'Amérique et l'Afrique. Si le genre existe bien en Nouvelle-Zélande, comme l'a prétendu OSTEN-SACKEN (*cf.* p. 313), nous pourrions même dater l'origine des espéces australasiennes au plus tard du Crétacé supérieur, époque á laquelle la

Source : MNHN, Paris

Tasmantis s'est séparée de l'Australie : ceci expliquerait l'absence du genre dans la région afrotropicale et correspondrait bien également à l'âge présumé du groupe *collessi*$^+$ dans la deuxième hypothèse. Il est inutile de s'étendre sur ce point avant d'avoir procédé à une étude phylogénétique plus détaillée du genre, et en particulier d'avoir confirmé son existence en Nouvelle-Zélande et surtout d'avoir découvert le mâle de l'espèce de Malaïsie. On prendra cependant note de cette étonnante relation de zones-sœurs entre la région néotropicale (moins la sous-région chilienne) et les régions australasienne et orientale. Ce tracé n'est pas unique chez les Keroplatidae : le genre-frère de *Platyroptilon*, comme on le verra ci-dessous, démontre le même type de relations biogéographiques.

Le modèle d'expansion d'OWEN est cohérent avec le cladogramme des *Platyroptilon* orientoaustralasiens, mais n'explique pas pour autant la disjonction entre ceux-ci et le groupe néotropical. Il faut ici encore, comme pour les *Keroplatus* australs, recourir à l'hypothèse *ad hoc* d'une disparition dans la Magellania, disparition qui pourrait provenir de son refroidissement, le genre étant de toute évidence tropical (sous réserve de l'éventuelle espèce néo-zélandaise). Par contre, l'hypothèse de SHIELDS (voir fig. 1269) situe en continuité, au sud de l'équateur jurassique, les régions où vivent actuellement les *Platyroptilon*, et il n'y a plus lieu de postuler de disparitions.

Dans l'hypothèse de la Pacifica, on pourrait présumer que la souche ancestrale du genre occupait l'Australie, la Nouvelle-Guinée et la partie adjacente de la Pacifica, et qu'elle n'aurait jamais atteint la portion magellanique de ce continent. L'ancêtre des *Platyroptilon* néotropicaux se serait alors différencié lors de la séparation de la « Pacifica péruvienne », d'où il aurait envahi le bouclier brésilien après que ce fragment se soit intégré à l'Amérique du Sud, vers la fin du Crétacé ou le début du Paléocène (NUR & BEN AVRAHAM, 1981). Cette datation est congruente avec l'âge présumé de ce groupe néotropical. Encore que l'explication soit séduisante, on se heurte là encore au grand âge attribué à la Pacifica.

Genre *Setostylus*. — Les espèces de ce genre couvrent la région néotropicale, sauf les Antilles et la sous-région chilienne, ainsi que la région orientale (Sumatra, Malaisie), avec une extension au Japon. Elles forment trois groupes monophylétiques, *pictipennis*$^+$, *innotatus*$^+$ et *bispinosus*$^+$, le premier néotropical et les deux autres orientaux. Le groupe *innotatus*$^+$ a des relations de groupe-frère, non avec l'autre groupe oriental, mais bien avec le groupe néotropical *pictipennis*$^+$, le groupe *bispinosus*$^+$, étant à son tour le groupe-frère de cet ensemble (fig. 1249). En dehors de leur absence de la région australasienne, les *Setostylus* posent donc le même problème que les *Platyroptilon*, celui du tracé transpacifique tropical.

Dans le groupe *pictipennis*$^+$, *S. singularis* a été décrit du Brésil, État de São Paulo, puis cité de Trinidad (LANE, 1960) et du Costa-Rica (MATILE, 1982b). J'ai identifié depuis des exemplaires du Nicaragua et de l'État de Para (Brésil) ; il s'agit donc d'une espèce largement répandue. *S. bellulus* est également largement réparti : décrit du Mexique, il existe aussi au Brésil (Santa Catarina, localité-type de son synonyme, *S. fuscithorax*). Les deux autres espèces du groupe, décrites dans le présent travail, ont une répartition plus ponctuelle : Panama pour *S. bifidus* et Guatemala (à 3 000 m d'altitude) pour *S. pictipennis*.

Là encore, comme on l'a vu pour les *Keroplatus* et les *Platyroptilon*, l'absence du genre aux Antilles, alors qu'il habite l'Amérique Centrale et Trinidad (localité douteuse, toutefois, puisque nous ne disposons que d'une unique femelle), permet d'assigner aux espèces qui le composent un *terminus ante quem non* situé vers la fin du Crétacé ou le début du Paléocène. Ces quatre espèces étant en outre sympatriques sur l'isthme de Panama, leur histoire peut s'interpréter de la façon suivante :

La souche ancestrale du groupe *pictipennis*$^+$ aurait eu son aire d'origine sur le Nucléus centraméricain, et une première divergence se serait produite par vicariance géographique, *S. pictipennis* représentant la forme d'altitude et l'ancêtre de la lignée *bellulus*$^+$ une forme forestière de plaine. Un deuxième événement de vicariance a pu être provoqué par l'apparition du proto-isthme de Panama, vers la fin du Crétacé (DONNELLY, 1988), isolant d'abord *S. bellulus* de l'ancêtre du couple *bifidus-singularis*. La fragmentation de ce proto-isthme au début de l'Oligocène (TERMIER & TERMIER, 1952 ; MALFAIT & DINKELMAN, 1972) serait à l'origine de ces deux dernières espèces. Enfin, à la fermeture du

Source : MNHN, Paris

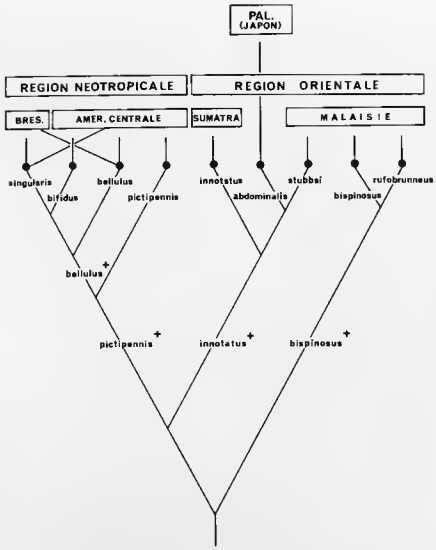


FIG. 1249. — Répartition géographique et répartition des espèces formant le genre *Setostylus*.

détroit, les deux espèces bénéficiant de la plus grande tolérance écologique, *S. singularis* et *S. bellulus*, auraient envahi progressivement le massif forestier guyano-brésilien.

Le groupe *bispinosus*$^+$ est formé du couple *bispinosus-rufobrunneus*, sympatriques dans la même localité d'altitude, en Malaisie (Perak, Larut Hills). Sauf recolonisation, la séparation de ces deux espèces ne peut être attribuée à aucun événement de vicariance géographique, et il faut postuler ici une divergence d'ordre écologique.

Le groupe *innotatus*$^+$ comprend *S. abdominalis*, de l'extrémité méridionale de l'archipel japonais (Kyushu ; Iles Tushima), *S. innotatus* (Sumatra) et *S. stubbsi* (Malaisie). Cette répartition implique une aire ancestrale couvrant les rives de la mer de Chine méridionale, qui s'est ouverte à l'Oligocène. Peut-être faut-il attribuer à l'espèce ancestrale des *Setostylus* orientaux un âge minimum remontant au Crétacé supérieur, époque à laquelle une terre quasi continue s'étendait à l'emplacement de la mer de Chine méridionale (MENARD & HAMILTON, 1963 ; DURHAM, 1963 ; BARRON, 1987a). La fragmentation de cette terre serait alors à l'origine des groupes *bispinosus*$^+$ et *innotatus*$^+$. La sympatrie en Malaisie du premier groupe et d'une espèce du second (*S. stubbsi*) implique une conquête récente de la péninsule malaise à partir de Sumatra ; une telle migration

Source : MNHN, Paris

aurait pu se produire au Pléistocène, lorsque s'est asséché le détroit de Malacca (TERMIER & TERMIER, 1952).

À moins de postuler une aire ancestrale circum-pacifique, et une quantité de disparitions ultérieures, la répartition des trois lignées de *Setostylus* entre la région néotropicale et le sud-est asiatique est totalement inexplicable, que ce soit dans le modèle de la tectonique globale ou dans celui de l'expansion d'OWEN (voir fig. 1270). Seul le modèle de SHIELDS donne pour le genre une aire ancestrale continue, jurassique (voir fig. 1271).

Sous-groupe *Xenokeroplatus*⁺

Ce sous-groupe renferme trois genres décrits dans la présente monographie, *Xenokeroplatus*, *Nauarchia* et *Duretina*. Les deux premiers sont australasiens (*Xenokeroplatus* : Nouvelle-Guinée et Iles Salomon ; *Nauarchia* : Iles de l'Amirauté), le dernier est néotropical (sous-régions brésilienne et caraïbe). L'hypothèse de phylogénie exprimée indique une relation de groupes-frères entre le genre néotropical et l'un des australasiens (*Nauarchia*), et non entre lui et les deux australasiens (fig. 1250). Nous sommes donc encore une fois en présence d'un tracé transpacifique du même type que celui des *Platyroptilon* et des *Setostylus*, même si, comme dans le cas des *Robsonomyiini* (p. 573), le haut degré de divergence morphologique (14 autapomorphies pour *Xenokeroplatus*, par rapport à deux pour le couple *Duretina-Nauarchia*) incite à évoquer la possibilité de disparitions.

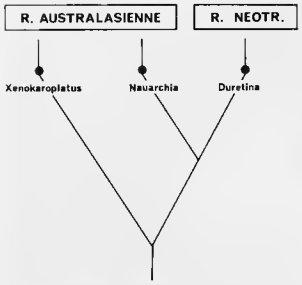


FIG. 1250. — Relations phylogénétiques et répartition des genres formant le groupe *Xenokeroplatus*⁺.

Les genres *Nauarchia* et *Duretina* sont monospécifiques (mais il existe peut-être une deuxième espèce du dernier), et ne posent donc pas de problème biogéographique particulier.

En ce qui concerne *Xenokeroplatus*, trois espèces de ce genre sont actuellement connues, *X. steffani* et *filitarsis*, sympatriques en Papouasie-Nouvelle-Guinée (Wau), et *X. riparius*, des Iles Salomon (Kolombangara). En émettant mon hypothèse de phylogénie (p. 530), j'ai provisoirement considéré les deux espèces néo-guinéennes comme formant un couple, frère de celle des Iles Salomon. L'hypothèse inverse, c'est-à-dire une relation d'espèces-sœurs entre *X. steffani* et *riparius*, impliquerait un événement de vicariance qui pourrait être post-pléistocène, dans la mesure où Nouvelle-Guinée et Iles Salomon étaient en contact terrestre au moment du maximum des glaciations (TERMIER & TERMIER, 1952).

Même si l'hypothèse de phylogénie proposée pour ce groupe est mal fondée, c'est-à-dire si *Nauarchia* et *Xenokeroplatus* forment en réalité un groupe monophylétique frère de *Duretina*, la répartition de l'ensemble demeure transpacifique. Comme dans le cas précédent (et le suivant), elle se conforme mieux à l'hypothèse d'expansion de SHIELDS (voir fig. 1272-1273).

GROUPE *HETEROPTERNA*⁺

Ce groupe presque exclusivement tropical n'est formé que des genres *Heteropterna* et *Ctenoceridion*, chacun divisé en deux sous-genres (fig. 1251). *Heteropterna s. str.* est cosmopolite, tandis que le sous-genre *Scrobicula* n'est connu que par une espèce afrotropicale, peut-être deux (*cf. p.* 250). Quant à *Ctenoceridion*, ne comprenant qu'une seule espèce d'Afrique du Sud à sa description, il en compte maintenant trois, à la suite de la découverte d'une espèce néotropicale pour laquelle a été proposé le sous-genre *Gymnoceridion* (MATILE & DURET, 1987) et de la description d'une espèce orientale de *Ctenoceridion s. str.* dans la présente monographie (p. 208).

Source : MNHN, Paris

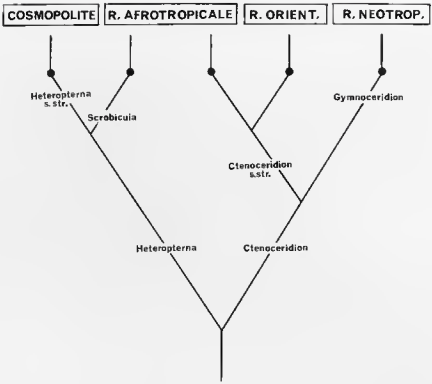


FIG. 1251. — Relations phylogénétiques et répartition des genres et sous-genres formant le groupe *Heteropterna*⁺.

Genre *Ctenoceridion*

Ce genre est formé du sous-genre nominatif, avec *Ct. freemani*, d'Afrique du Sud, et *Ct. wallacei*, du Sarawak, et du sous-genre *Gymnoceridion*, ne renfermant que *Ct. inexpectatum*, du Mexique. Comme on l'a déjà fait remarquer (MATILE & DURET, 1987), la répartition transatlantique méridionale des deux sous-genres donne à ce taxon un *terminus post quem non* du Crétacé moyen, époque de la séparation définitive de l'Afrique et de l'Amérique du Sud. Cependant l'âge minimum de son genre-frère, *Heteropterna*, sera estimé plus loin du Jurassique supérieur : ce doit être au plus tard à cette époque que se situe l'espèce ancestrale des *Ctenoceridion*. Quant au sous-genre nominatif, il suit un tracé au plus tard pliocène-pléistocène qui laisse à penser que des espèces intermédiaires jalonnent le trajet d'Afrique du Sud au Sarawak.

Genre *Heteropterna*

Heteropterna est divisé en deux sous-genres, dont *Scrobicula* ne contient qu'une espèce afrotropicale, peut-être deux. Le sous-genre nominatif contient trois groupes présumés monophylétiques, *macleayi*⁺, australasien, *abdominalis*⁺, néotropical (sauf la Magellania) avec une extension en Amérique du Nord (*H. cressoni*), et un groupe oriental non nommé, car les relations phylogénétiques des espèces qui le composent sont loin d'être élucidées (*cf.* p. 508) ; ce dernier gagne aussi la région afrotropicale (*H. ghesquierei*) et le Japon (*H. septentrionalis*). Le groupe *macleayi*⁺ représente le groupe-frère des groupes *abdominalis*⁺ et oriental (fig. 1252).

Ces relations phylogénétiques entre groupes impliquent une relation de zones-sœurs entre la région australasienne d'une part et les régions orientale (plus afrotropicale) et néotropicale d'autre part. Il s'agit ici du contraire de ce que nous avons vu pour le genre *Platyroptilon*, qui a la même répartition mais pour lequel c'est le groupe néotropical qui est le groupe-frère des

Source : MNHN, Paris

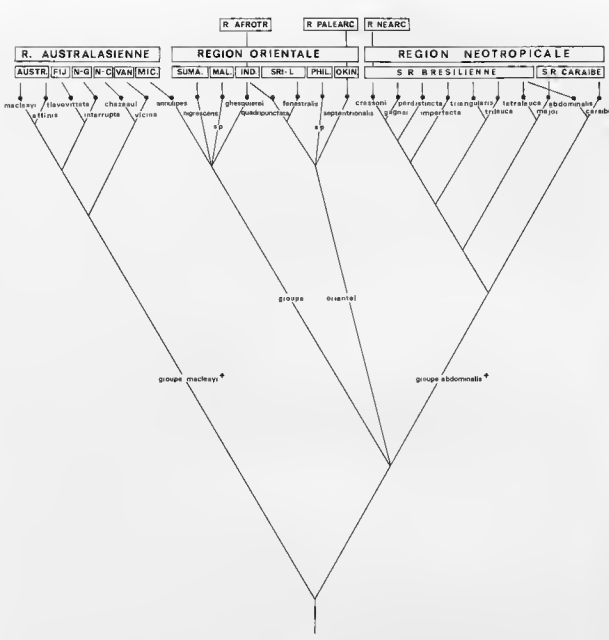


FIG. 1252. — Relations phylogénétiques et répartition des espèces formant le sous-genre *Heteropterna s. str.*

deux autres. La répartition des trois lignées monophylétiques d'*Heteropterna* donne une aire ancestrale couvrant la région australasienne, l'Amérique du Sud, l'Afrique et l'Inde, ce qui situe l'origine du genre au Jurassique supérieur. L'absence du genre dans les régions méridionales tempérées de l'ancien Gondwana, notamment de la Nouvelle-Zélande et de la Magellania, ne semble pas pouvoir être attribuée à des impératifs climatiques, puisque des *Heteropterna* appartenant à deux lignées différentes dépassent le 40e parallèle dans l'hémisphère nord.

Groupe *macleayi*+. — Ce groupe est formé de trois couples : *macleayi-affinis*, tous deux australiens (Queensland et Nouvelle-Galles du Sud), *flavovittata-interrupta* (Fidji et Nouvelle-Guinée), et *chazeaui-vicina* (Nouvelle-Calédonie et Vanuatu) (fig. 1252). Il faut sans doute y ajouter une espèce inédite des Iles Salomon (*cf.* p. 507) et

Source : MNHN, Paris

l'espèce australienne de coloration noire signalée de Canberra par COLLESS (*comm. pers.*).

Le cladogramme montre que le couple *chazeaui-vicina* est le groupe-frère du reste du groupe *macleayi*$^{+}$. Ceci implique une relation de zones-sœurs entre la Nouvelle-Calédonie + Vanuatu d'une part, et l'Australie + La Nouvelle-Guinée + Fidji d'autre part (on notera que l'espèce inédite des Iles Salomon est probablement l'espèce-sœur d'*H. flavovittata*, de Fidji, avec laquelle elle partage la perte de l'ocelle médian ; *cf.* p. 507).

Le genre *Heteropterna* n'existe pas (jusqu'à plus ample informé) en Nouvelle-Zélande, qui aurait pu faire relais entre Australie et Nouvelle-Calédonie, avant la fin du Crétacé ou au Miocène inférieur par l'intermédiaire de la Ride de Lord Howe. On pourrait expliquer la répartition actuelle du groupe *macleayi*$^{+}$ par une hypothèse de dispersion (ou de vicariance) par l'intermédiaire de la Ride de Rennel et de l'arc Salomon-Vanuatu au Miocène inférieur ; celle-ci devrait pourtant aboutir à des relations de parenté du couple *chazeaui-vicina* avec le couple *flavovittata-interrupta*, ce qui n'est pas le cas.

Seule l'existence en Nouvelle-Zélande d'une espèce d'*Heteropterna* appartenant au groupe *macleayi*$^{+}$ est susceptible de rendre congruentes données phylogénétiques et données géologiques, dans l'hypothèse de dispersion récente comme dans celle d'une vicariance ancienne due à la rupture de la Tasmantis. La faune des Keroplatidae néo-zélandais n'a pas été revue depuis le travail de TONNOIR & EDWARDS (1927), et la découverte de cette espèce hypothétique est toujours possible. Dans ce cas, elle devrait être plus étroitement apparentée au couple *chazeaui-vicina* qu'au groupe *macleayi*$^{+}$ s. str. Nous serions alors en présence d'une lignée tasmantienne et d'une lignée australienne dont l'origine se situerait à la séparation de la Nouvelle-Zélande de l'Australie-Antarctique, au Santonien, il y a 85 millions d'années. Les espèces de la lignée *macleayi*$^{+}$ se seraient isolées après la régression miocène, tandis que celles de la lignée tasmantienne auraient d'abord pour origine la fragmentation de la Tasmantis, au Crétacé supérieur, puis un événement de dispersion Nouvelle-Calédonie-Vanuatu au Miocène, par la Ride des Loyautés. C'est sur l'existence de cette espèce hypothétique qu'est fondée en partie la figure 1283.

Groupe *abdominalis*$^{+}$. — Comme le genre *Neoceroplatus*, le groupe *abdominalis*$^{+}$ est néotropical avec une extension en Amérique du Nord, mais *H. cressoni* s'étend presque jusqu'aux Grands Lacs, tandis que *N. samiri* est confiné au Mississipi. Le groupe comprend également un élément caraïbe. *H. major*, de la Jamaïque. *H. caraibeana* et *imperfecta* sont jusqu'ici connus seulement de Trinidad, mais cette île, du point de vue biogéographique, n'est qu'une extension du Vénézuéla, où il faut s'attendre à retrouver ces deux espèces. Le genre *Heteropterna* n'est pas encore signalé d'Amérique Centrale, mais sa répartition implique qu'il y est présent.

On notera que l'espèce nord-américaine forme un groupe monophylétique avec *H. gagnei* et *perdistincta* (lignée *perdistincta*$^{+}$), ces dernières étant les deux seules espèces néotropicales occidentales (Pérou et Argentine). Toutes les autres occupent la sous-région brésilienne, selon un schéma phylogénétique entrecroisé qui implique plusieurs événements de dispersion, à attribuer aux fluctuations climatiques ayant affecté les aires forestières de l'Archiguyane et de l'Archibrésil. La répartition de la lignée *perdistincta*$^{+}$ suggère que son espèce ancestrale a pu s'étendre à l'Amérique du Nord lors de l'établissement du proto-isthme de Panama, fin Crétacé-début Paléocène, et s'y isoler à la rupture de cet isthme vers le milieu du Tertiaire. Le couple *major-tetraleuca* suit le tracé sud-américain-caraïbe de ROSEN du Brésil à la Jamaïque, ce qui le date également du Crétacé supérieur ou du début du Paléocène. Comme ce couple n'est pas le plus étroitement apparenté à la lignée *perdistincta*$^{+}$, il est probable qu'il ne partage pas la même histoire, et que cette dernière a gagné l'Amérique du Nord après la formation de l'isthme de Panama actuel.

L'espèce ancestrale du groupe *abdominalis*$^{+}$ occupait sans doute l'ensemble Archibrésil-Archiguyane avant la fin du Crétacé supérieur, où les fluctuations des massifs forestiers ont donné ses différents rameaux, dont celui du couple *tetraleuca-major* vers le Paléocène. C'est vers la même époque que s'est probablement séparée en deux éléments, l'un oriental, l'autre occidental, l'espèce ancestrale du groupe *imperfecta*$^{+}$, dont la souche occidentale a donné le groupe *perdistincta*$^{+}$.

Source : MNHN, Paris

Groupe oriental. — Nous ne sommes pas assurés de la monophylie de ce groupe, dont plusieurs espèces sont insuffisamment connues, et les relations de parenté entre les deux groupes présumés monophylétiques qui le forment et le groupe néotropical *abdominalis*$^+$ n'ont pas été élucidées. On ne peut dater l'événement à l'origine de la relation présumée d'espèces-sœurs entre *H. quadripunctata* (Inde) et *H. fenestralis* (Sri Lanka) en raison des multiples possibilités de relations terrestres et de dispersion entre l'île et l'Inde péninsulaire. Tout au plus peut-on dire que la répartition d'*H. septentrionalis* (Okinawa et Japon) et de l'espèce des Philippines, qui est peut-être son espèce-sœur, correspond au tracé pliocène-pléistocène d'Holloway & Jardine, tout comme celle formée par *H. nigrescens*, de Sumatra, et l'espèce malaise non décrite, dont la répartition se prolonge jusqu'en Micronésie, en l'occurrence à Palau [96] avec *H. annulipes*.

Les espèces orientales actuelles du genre *Heteropterna* seraient donc d'âge relativement récent. La liaison entre le continent africain et la région orientale pourrait s'être effectuée au plus tard lors des circonstances climatiques favorables qui régnaient au Moyen-Orient au Pléistocène. Les relations phylogénétiques entre toutes ces espèces restant imprécises, il n'est pas possible d'émettre une opinion sur le centre d'origine du groupe et le sens des dispersions que ses constituants ont pu suivre. On notera toutefois qu'il est divisé en deux sous-groupes, dont l'un est exclusivement oriental, tandis que l'autre renferme une espèce africaine (fig. 1252). L'histoire du groupe doit donc comprendre deux séries d'événements. Par commodité, j'appellerai ces deux lignées *ghesquierei*$^+$ et *quadripunctata*$^+$.

La relation de groupe-frère entre ces deux sous-groupes et le groupe néotropical est étayée par six synapomorphies (p. 505) ; elle paraît donc peu douteuse. Elle permet d'élaborer un scénario sur l'évolution de l'ensemble du sous-genre *Heteropterna*.

L'aire ancestrale gondwanienne, jurassique, d'*Heteropterna* subit une première rupture lorsque l'Inde se détache de l'Antarctique, au Crétacé inférieur, séparant ainsi une aire Australie-Antarctique oriental-Tasmantis, qui portera la souche *macleayi*$^+$, d'une aire Inde-Madagascar-boucliers africain et brésilien, habitée par la lignée *quadripunctata*$^+$ + *abdominalis*$^+$. Au Turonien-Santonien, la séparation de l'Inde de Madagascar isole la lignée *quadripunctata*$^+$ sur la péninsule indienne. Au Crétacé supérieur, un troisième événement de vicariance divise le groupe *macleayi*$^+$ lorsque la Nouvelle-Zélande se sépare de l'Antarctique, et un quatrième isole la lignée *abdominalis*$^+$ de la lignée *ghesquieri*$^+$ à la rupture définitive des relations Afrique-Amérique du Sud. Interviendront ensuite les différentes dispersions et migrations postulées plus haut, pour les différents groupes, entre le Miocène et le Pléistocène.

Ce scénario, retracé figure 1283, implique que la tritomie du cladogramme des *Heteropterna* soit résolue en faveur d'une relation de groupes-frères entre le groupe afro-oriental *ghesquierei*$^+$ et le groupe néotropical *abdominalis*$^+$. La connaissance des genitalia mâles manquant dans le premier, ainsi que la découverte d'espèces orientales jalonnant son trajet pléistocène, permettront de tester cette hypothèse. Elle implique cependant toute une série de dispersions à plus ou moins longue distance, et suppose encore une espèce néo-zélandaise hypothétique, ainsi qu'une série de populations, ou d'espèces, intermédiaires entre les localités actuelles des groupes *ghesquierei*$^+$ et *quadripunctata*$^+$ (voir fig. 1277).

Cependant, si l'on reporte la répartition des *Heteropterna* sur la carte de la Pangée au Jurassique (voir fig. 1278) de l'hypothèse d'Owen (1983), on obtient une répartition tout à fait cohérente, n'exigeant ni dispersion ni espèce hypothétique. À ce titre, l'hypothèse de l'expansion explique mieux la répartition actuelle du genre. L'âge minimum jurassique moyen impliqué pour l'espèce ancestrale n'est pas très éloigné de celui estimé dans l'hypothèse classique, et correspond également à celui déterminé pour deux autres genres de Keroplatidae, *Chiasmoneura* et *Keroplatus*. L'hypothèse de Shields est plus parcimonieuse sur le plan temporel, puisqu'elle montre l'aire de répartition actuelle de *ghesquierei*$^+$ continue par l'intermédiaire de la « Grande Inde » (voir fig. 1279). Dans aucun des cas, l'absence du sous-genre *Heteropterna* de la pointe de l'Amérique et de l'Afrique du Sud n'est expliquée.

96. Ces îles sont estimées au plus tard du Paléocène (Menard & Hamilton, 1963).

Source : MNHN, Paris

LE PEUPLEMENT DE LA TERRE PAR LES KEROPLATIDAE

J'examinerai ici successivement deux points résultant de l'étude précédente : la chronologie et la structure de la faune kéroplatidienne au Crétacé moyen.

Chronologie

En me fondant sur la tectonique globale, j'ai pu donner un *terminus post quem non* à un nombre significatif de groupes de genres, de genres et de groupes d'espèces de Keroplatidae étudiés ici. Il est important de souligner que les datations attribuées dans la liste ci-dessous aux différents taxa correspondent à l'estimation pour chacun d'un âge *minimum*, obtenu par l'étude de la répartition géographique de celui-ci. Cet âge n'est pas rectifié, dans la liste, en fonction de l'âge minimum de son taxon-frère, dont le type de répartition peut parfois permettre de le fixer à une époque plus reculée (voir fig. 1253).

Jurassique supérieur

Chiasmoneura s. str.
Chiasmoneura (Prochiasmoneura), puis groupe *flavicoxa*+*fenestrata*
Chiasmoneura (Synesostyla)
Keroplatus afro-néotropicaux + *K. tergatus*
Keroplatus holarctiques
Heteropterna

Crétacé inférieur

Paramacrocera, puis *P. s. str.* et *Freemaniola*, puis espèces australiennes
Chiasmoneura (Pro.) du groupe *flavicoxa*$^+$
Chiasmoneura (Pro.) du groupe *fenestrata*$^+$
Groupe *Cerotelion*$^+$, puis *Cerotelion* des groupes *bimaculatum*$^+$ et *funereum*$^+$
Keroplatus afro-néotropicaux
Keroplatus du groupe *militaris*$^+$
Heteropterna, espèce ancestrale du groupe *macleayi*$^+$
Heteropterna, espèce ancestrale du groupe *quadripunctata*$^+$ + *abdominalis*$^+$

Crétacé moyen (*cf.* note 78, p. 548)

Schlueterimyia (fossile cénomanien de France)
Arachnocampa
Ctenoceridion
Heteropterna du groupe *quadripunctata*$^+$

Crétacé supérieur

Cerotelion du groupe *funereum*$^+$
Groupe *Hikanoptilon*$^+$
Platyroptilon du groupe *collessi*$^+$
Neoceroplatus delamarei-samiri
Setostylus, espèce ancestrale des orientaux
Setostylus bellulus-bifidus + *singularis*
Heteropterna du groupe *macleayi*$^+$
Heteropterna du groupe *abdominalis*$^+$
Heteropterna du groupe *ghesquierei*$^+$

Paléocène

Chiasmoneura du groupe *fenestrata*$^+$
Keroplatus du groupe *testaceus*$^+$
Heteropterna major-tetraleuca (fin Crétacé-début Paléocène)
Heteropterna, espèces du groupe *abdominalis*$^+$

Éocène

Macrocera du groupe *nobilis*
Hesperodes
Cerotelion du groupe *johannseni*$^+$
Rocetelion humerale-fenestrale
Keroplatus néotropicaux (fin crétacé-début Éocène)
Platyroptilon néotropicaux (d°)
Setostylus du groupe *pictipennis*$^+$ (d°)
Keroplatus clausus-reaumurii
Euceroplatus, espèce ancestrale du groupe *notaticoxa*$^+$
Euceroplatus, espèce ancestrale du groupe *paucimaculatus*$^+$

Fin Éocène-début Oligocène (fossiles de l'ambre balte)

Macrocera
Hesperodes concinnus-johnsoni
Kelneria

Source : MNHN, Paris

Oligocène

Keroplatus testaceus-dispar
Keroplatus du groupe *tipuloides*[+] *s. str.*
Keroplatus du groupe *nipponicus*[+]
Setostylus bifidus-singularis

Miocène

Cerotelion des groupes *pendleburyi*[+] et *johannseni*[+]
Neoceroplatus du groupe *dureti*[+]
Keroplatus tipuloides-biformis (limite Oligocène-Miocène)
Keroplatus rufus-nipponicus (d°)
Placoceratias longimamus-imitans[+]
Euceroplatus du groupe *paucimaculatus*[+]

Pliocène-Pléistocène

Chiasmoneura s. str. (espèces)
Paramacrocera anomala et *lanei*
Rocetelion fasciatum-fasciolum
Tergostylus couturieri-plokiophilus+alberti
Euceroplatus notaticoxa-cantrelli
Euceroplatus du groupe *rivalis*[+]
Heteropterna du groupe *perdistincta*[+]
Heteropterna septentrionalis - sp. (Philippines)
Heteropterna nigrescens-annulipes - sp. (Malaisie)
Heteropterna ghesquierei

Il ressort de cette liste que si seulement quelques groupes d'espèces de *Macrocerini* sont présents sous la forme de leur espèce ancestrale dès le Jurassique supérieur, d'autres, plus nombreux et appartenant aux *Keroplatini* comme aux *Macrocerini* apparaissent au Crétacé inférieur et moyen, et surtout au Crétacé supérieur, tandis qu'un certain nombre s'échelonnent de l'Éocène à l'Oligocène. Des couples d'espèces encore vivantes apparaissent à l'Éocène (rupture des relations Europe-Amérique du Nord), mais l'âge minimum de la plupart des espèces actuelles, lorsqu'il a pu être déterminé, se situe au Pliocène-Pléistocène.

Compte tenu du principe de l'équivalence d'âge des groupes-frères, il est également possible de dater l'ensemble des genres et des groupements supra-génériques étudiés, comme on le voit sur le cladogramme de la figure 1253. Celui-ci reporte au minimum au Jurassique moyen l'origine des principales lignées de Keroplatidae, encore qu'il s'agisse là d'une estimation subjective, la base du groupe *Chiasmoneurella*[+] n'ayant été située à cette période que parce que les trois sous-genres de *Chiasmoneura* devaient déjà être différenciés au Jurassique supérieur (p. 571).

À cette époque, tous les *Macrocerini* sont présents en tant que genres, ainsi que beaucoup de *Keroplatini* : *Keroplatus, Neoceroplatus, Hikanoptilon, Heteropterna* et *Ctenoceridion*. Les autres genres de cette dernière tribu apparaissent au plus tard au Crétacé inférieur (*Cerotelion, Mallochinus, Tolletia*) ou supérieur (*Euceroplatus, Setostylus, Platyroptilon*). Les déductions biogéographiques ne permettent d'assigner à deux genres de *Keroplatini, Rocetelion* et *Paracerotelion*, qu'un âge éocène, mais leur souche ancestrale commune remonte au moins au Crétacé inférieur. De même, la répartition trop discontinue des *Robsonomyiini* n'a pas permis d'assigner à leurs genres un *terminus post quem non*, mais leur espèce ancestrale ne peut être plus récente que celle de leur groupe-frère, les *Macrocerini*, et doit donc être datée à tout le moins du début du Jurassique supérieur.

Les quelques éléments fournis sur les Keroplatidae de la tribu des *Orfeliini*, non révisée ici, dans l'étude des tracés généraux, permettent en outre d'énumérer un certain nombre de datations génériques :

Jurassique supérieur

Isoneuromyia

Crétacé inférieur à moyen

Rypatula, Pyrtaula, Neoantlemon, Neoplatyura, Planarivora et *Lyprauta*.

Crétacé supérieur à Éocène

Platyura, Pseudoplatyura, Orfelia, Macrorhyncha, Asindulum et *Urytalpa*.

Source : MNHN, Paris

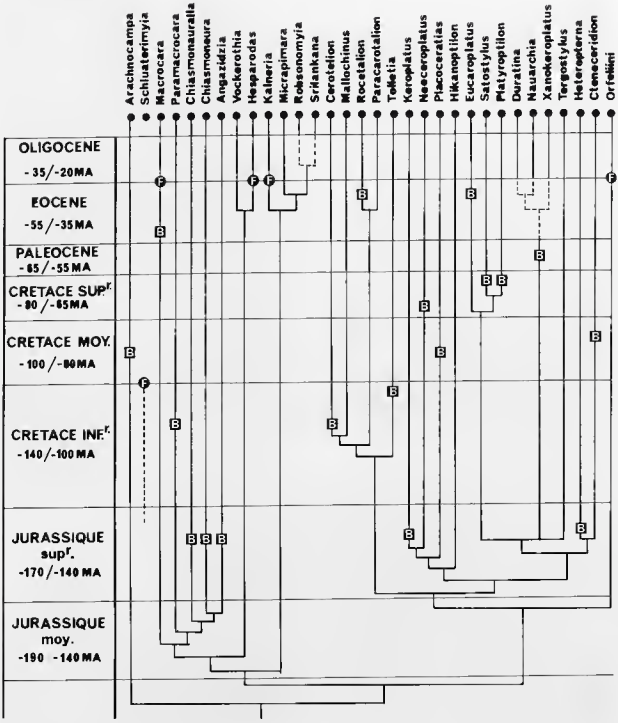


FIG. 1253. — Cladogramme daté des genres de Keroplatidae étudiés. Lettre F dans un cercle : document fossile ; lettre B dans un carré : datation biogéographique.

Source : MNHN, Paris

La faune kéroplatidienne du globe au Crétacé moyen

Les hypothèses émises sur l'évolution spatio-temporelle des Keroplatidae Macrocerínae et *Keroplatini* (les Arachnocampinae restant depuis l'origine confinée aux domaines australien et néo-zélandais) permettent de retracer schématiquement la composition de la faune kéroplatidienne au moment où un fossile appartenant avec certitude à la famille nous est connu : le Crétacé moyen (ou le début du Crétacé supérieur), avec le plésion *Schlueterimyia cenomanica*, du Cénomanien de l'Ouest de la France, il y a près de 100 millions d'années.

La figure 1254 retrace à grands traits l'aspect qu'ont pu avoir à cette époque les terres émergées de la planète. Le fond de carte est celui donné par Barron *et al.* (1981) pour – 100 MA, c'est-à-dire à l'Albien, celui-ci s'étendant de – 113 à – 97,5 MA (Harland *et al.*, 1982). Les contours côtiers ont été partiellement modifiés en fonction des données plus récentes de Barron (1987b) pour l'Albien supérieur et le Turonien supérieur, qui « encadrent » le Cénomanien. La différence la plus importante entre ces cartes porte sur la Mer des Rocheuses, partiellement fermée à l'Albien *in* Barron *et al.* (1981), et entièrement ouverte au moins de l'Albien au Maastrichtien *in* Barron (1987b) ; cette mer sépare ainsi complètement les Névadides (terminologie de Termier & Termier, 1952), à l'ouest, de l'ensemble bouclier canadien-Groënland à l'est. Celui-ci est représenté séparé de l'Europe, ce qui correspond au maximum de la transgression cénomanienne (*cf.* Tyson & Funnel, 1987), mais les communications terrestres entre les deux continents resteront possibles au moins jusqu'à l'Éocène, au cours des régressions, que ce soit par la voie septentrionale ou par la voie méridionale (Termier & Termier, 1952 ; McKenna, 1975 ; Matthews, 1980). L'Europe méridionale est disséquée par des bras de mer épicontinentaux entre la mer de la Craie et la Mésogée. Au nord, le bouclier fenno-scandinave est séparé de la plateforme russe par le bras de mer russe. Sur le plan biogéographique, il est ainsi possible de distinguer dans l'hémisphère nord deux grandes régions. L'Amérasie est formée des Névadides et

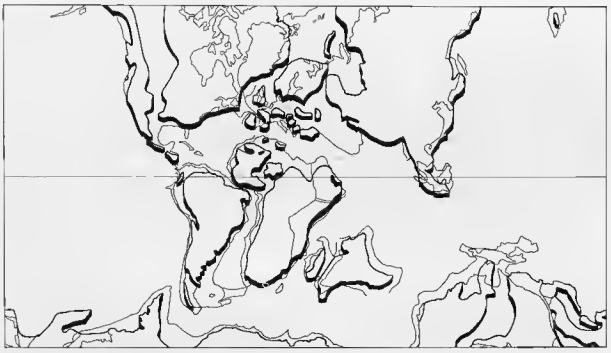


Fig. 1254. — La Terre au début du Crétacé supérieur. Fond de carte d'après Barron *et al.* (1981) pour l'Albien, modifié suivant les explications données dans le texte.

Source : MNHN, Paris

de l'immense plateforme asiatique ; le passage des faunes terrestres de l'un à l'autre est assuré de l'Albien supérieur au Maastrichtien (TERMIER & TERMIER, 1952, 1979), ou au moins au Santonien (BARRON *et al.*, 1981)[97]. L'Euramérique comprend le bouclier fenno-scandinave, le Groënland et le bouclier canadien. Les deux régions, dont la paléopalynologie indique qu'elles avaient des flores distinctes (WOLFE, 1975), sont séparées par le bras de mer russe.

Dans l'hémisphère sud, la mer de Tambo coupe l'Australie en deux ; elle disparaîtra au Cénomanien (FRAKES *et al.*, 1987). La continuité, figurée sur la carte, de la côte orientale de l'Australie et de la Tasmantis, par l'intermédiaire de la ride de Lord Howe, n'est assurée ni au Cénomanien, ni au Turonien (FRAKES *et al., loc. cit.*). L'aspect de l'Afrique est celui correspondant au maximum de la transgression cénomano-turonienne (REYMENT & DINGLE, 1987) : le massif du Hoggar forme une île au centre du bassin de la Bénoué, le bouclier africain est séparé de celui du Niger. La Lémurie s'est fragmentée, Madagascar s'étant détachée de l'Inde péninsulaire au Santonien-Turonien (BARRON, 1987b). Le bassin de Magellan sépare l'Amérique du Sud de la Péninsule antarctique, mais des chaînes volcaniques occidentales (représentées par commodité comme un arc continu) permettent encore des liaisons entre celle-ci et la Magellania. L'Amérique du Sud ne possède plus de liaisons terrestres avec l'Afrique qu'au niveau du bouclier nigérien, par « island-hopping » à travers le rift séparant les deux plaques. En ce qui concerne les relations des deux Amériques, largement séparées dans les cartes de BARRON et d'HOWARTH (*loc. cit.*), elles ont été symbolisées par un arc des Proto-Antilles tel qu'il est postulé à l'Albien par DONELLY (1988).

En ce qui concerne les conditions abiotiques, les pôles du Crétacé sont peu éloignés de leur position actuelle (WINDLEY, 1984 ; ZINSMEISTER, 1987, pour l'Antarctique), mais le climat de la planète est généralement plus chaud (*cf.* SCHWARZBACH, 1961 ; KING, 1961)[98]. Il y a des palmiers au Groënland et en Alaska ; la flore d'Ellesmere, dans l'archipel arctique canadien, comprend au Maastrichtien-Éocène des arbres atteignant jusqu'à 1,5 m de diamètre, et la faune contient notamment des restes de crocodiles et de lémuriens volants (DAWSON *et al.*, 1976 ; WEST *et al.*, 1977 ; MCKENNA, 1980 ; ESTES & HUTCHINSON, 1980). Tout porte donc à croire que ces régions de haute latitude étaient au moins tempérées, peut-être même subtropicales ; il en va de même pour le Groënland et le Spitzberg (voir la mise au point de DONN, 1982). La faune de l'état de Victoria, tout au sud de l'Australie, comprend notamment des dinosaures et des tortues, tandis que la flore inclut elle aussi des formes tempérées (DOUGLAS & WILLIAMS, 1982). Parmi les fossiles cités de l'Antarctique par HARRINGTON (1965) de la fin du Crétacé au Miocène inférieur, figurent notamment des coraux, des *Nothofagus*, des Araucarias, des fougères, etc. La température des fonds océaniques va de 22° à l'Aptien à 20° entre le Cénomanien et le Turonien, avec une baisse à 16° au Cénomanien, mais la température va ensuite diminuer régulièrement de la fin du Crétacé au Quaternaire (TERMIER & TERMIER, 1979).

L'Antarctique et la Behringia peuvent donc parfaitement avoir été peuplées par des Keroplatidae à affinités subtropicales ou tempérées, comme présumé sur les cartes de répartition présentées figures 1259 à 1263. J'ai également indiqué sur les cartes les gisements de Transbaïkalie et de Mongolie occidentale où les Mangasinae, parents des Mycetophiloidea actuels du groupe *Heterotricha*, ont été découverts du Crétacé inférieur au Crétacé supérieur. Les cartes ne sont bien entendu que des esquisses, et en particulier, les limites des aires de répartition continentales correspondant à l'époque figurée pouvaient être beaucoup plus restreintes que je ne l'ai indiqué.

97. Cette liaison est toutefois indiquée par un point d'interrogation sur toutes les cartes du Crétacé de BARRON (1987b). Sur celles d'HOWARTH (1981), elle n'est assurée que dans l'hypothèse de l'expansion.

98. La nature tempérée, voire subtropicale, des terres émergées de hautes latitudes au Crétacé et au début du Tertiaire, semble démontrée par la paléontologie, mais on n'en comprend pas la raison si les pôles géographiques se trouvaient, comme postulé, à proximité des pôles magnétiques. Ceci conduit DONN (1982) à proposer pour les premiers des positions, océaniques, fort éloignées de celles généralement admises (voir aussi DOUGLAS & WILLIAMS, 1982).

Source : MNHN, Paris

Macrocerinae (fig. 1255)

Au début du Crétacé supérieur, les *Macrocerini* couvrent principalement les fragments du Gondwana, avec le groupe *Chiasmoneurella*+ [99]. Les *Paramacrocera* du sous-genre *Freemaniola* occupent la pointe de l'Amérique du Sud, ceux du sous-genre nominatif l'Antarctique occidental, la Nouvelle-Zélande et la partie orientale de l'Australie. Les *Chiasmoneura* du sous-genre nominatif sont isolés sur la plaque indienne, ceux du sous-genre *Synesostyla* à Madagascar, tandis que les *Prochiasmoneura* occupent le bouclier africain, l'Antarctique oriental et la partie occidentale de l'Australie [100]. Les genres monotypiques *Angazidzia*, de Madagascar, et *Chiasmoneurella*, d'Afrique orientale, occupent sans doute déjà ces régions, mais n'ont pas été reportés sur la carte. *Hesperodes* couvre l'Euramérique et *Vockerothia*, actuellement connu seulement du Pérou habite le nucléus centre-américain, voire tout ou partie du bouclier sud-américain. Quant aux *Robsonomyiini*, ils couvrent l'Amérasie. *Schlueterimyia* habite au moins les terres émergées de l'extrême ouest européen.

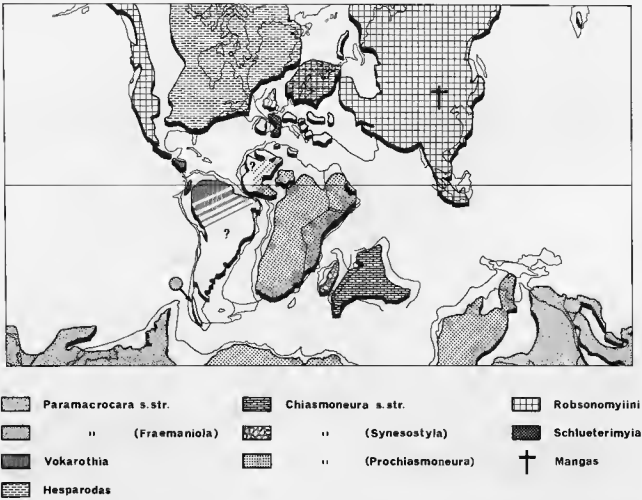


FIG. 1255. — Répartition hypothétique des Macrocerinae au début du Crétacé supérieur. Le gisement des Mangasinae, Mycetophiloidea du Crétacé (inférieur à supérieur) proches des espèces actuelles du groupe *Heterotricha*, a été représenté par une croix.

99. Le genre *Macrocera*, cosmopolite et non révisé, est exclu de ce scénario.
100. Cette délimitation est subjective : *Prochiasmoneura* et *Paramacrocera* peuvent très bien être sympatriques sur toute l'Australie et tout l'Antarctique.

Source : MNHN, Paris

KEROPLATINAE

Les Keroplatinae sont déjà largement en place, et les principales lignées de *Keroplatini* cohabitent sur les éléments de la Laurasie et surtout du Gondwana.

Groupe *Tolletia*$^+$ (fig. 1256)

Mallochinus occupe la plaque australienne, tandis que son genre-frère, *Cerotelion*, s'est déjà divisé en trois lignées : *funereum*$^+$ sur la Magellania et *bimaculatum*$^+$ sur la Tasmantis, l'Antarctique étant occupé par une lignée indéterminée, et enfin *pendleburyi*$^+$ sur la plaque indienne. L'ancêtre du couple *Paracerotelion-Rocetelion* couvre l'Afrique ou bien, plus probablement, l'aire ancestrale a déjà été coupée par le détroit de la Bénoué et *Paracerotelion* est confiné à l'est de la plaque africaine tandis que *Rocetelion* en occupe l'ouest. *Tolletia*, non représenté, et actuellement ouest-africain, habite tout ou partie du continent africain. Le groupe *Tolletia*$^+$ est donc exclusivement gondwanien.

Groupe *Hikanoptilon*$^+$

Au Crétacé moyen, les grandes lignées du genre *Keroplatus* sont déjà en place (fig. 1257) : *tipuloides*$^+$ sur la partie orientale de l'Asie, séparée de *testaceus*$^+$ *s. l.*, euraméricaine, par le dernier reste du bras de mer russe ; *militaris*$^+$ est confinée aux Névadides, à l'ouest de l'Amérique du Nord, et peut-être sympatrique avec la lignée *tipuloides*$^+$ à l'est de la Laurasie. Les *Keroplatus* afro-néotropicaux sont en voie de séparation sur ces deux plaques, et la souche de *K. tergatus*

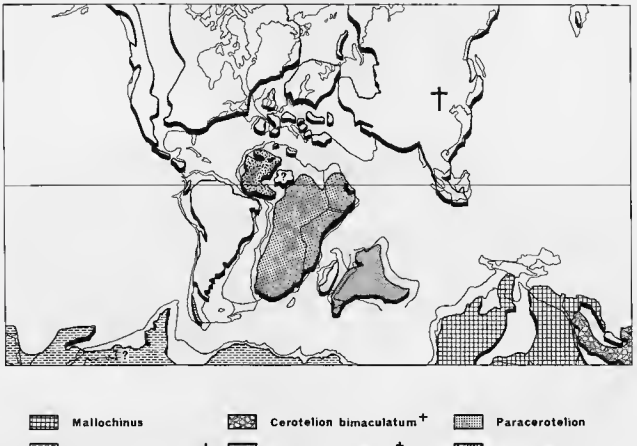


FIG. 1256. — Répartition hypothétique du groupe *Tolletia*$^+$ au début du Crétacé supérieur. Croix : Mangasinae.

Source : MNHN, Paris

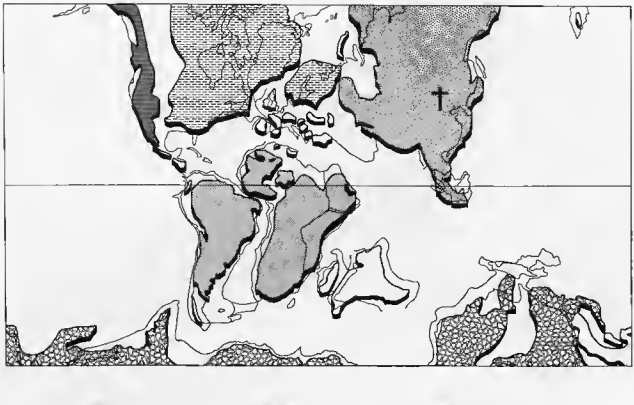


FIG. 1257. — Répartition hypothétique des lignées du genre *Keroplatus* au début du Crétacé supérieur. Croix : Mangasinae.

habite l'Australie, avec sans doute tout ou partie de l'Antarctique. *Neoceroplatus* et *Placoceratias* occupent déjà l'Amérique du Sud et *Hikanoptilon* l'Afrique. À ce propos, la carte de la figure 1257 montre les *Keroplatus* occupant tout le continent ; il est plus vraisemblable que *Keroplatus* et *Hikanoptilon*, à cette époque, se trouvent de part et d'autre du détroit de la Bénoué, comme *Rocetelion* et *Paracerotelion*.

Groupe *Euceroplatus*+ (fig. 1258)

Ce groupe est formé d'un élément austral de répartition transantarctique, *Platyroptilon*, et de deux éléments septentrionaux, *Euceroplatus* et *Setotylus*. En ce qui concerne *Platyroptilon*, la lignée *collessi*+ peuple l'Australie et ses annexes occidentales, l'Antarctique et peut-être la Tasmantis (espèce hypothétique de Nouvelle-Zélande), mais n'a pas encore gagné la région orientale par l'intermédiaire de la dérive de l'Arc de Banda ; la lignée néotropicale occupe l'Amérique du Sud. *Euceroplatus* occupe la région indo-malaise, et *Setostylus* est écartelé entre le Nucléus centraméricain et les rives de la mer de Chine. Il est bien évident que dans l'hypothèse de la tectonique classique, ces deux dernières régions n'ont jamais été au contact, et que cette répartition est inexplicable.

Groupe *Heteropterna*+

Ce groupe comprend seulement deux genres, *Heteropterna* et *Ctenoceridion*. Ce dernier est afro-néotropical avec une extension orientale présumée récente ; au Crétacé moyen, le genre est

Source : MNHN, Paris

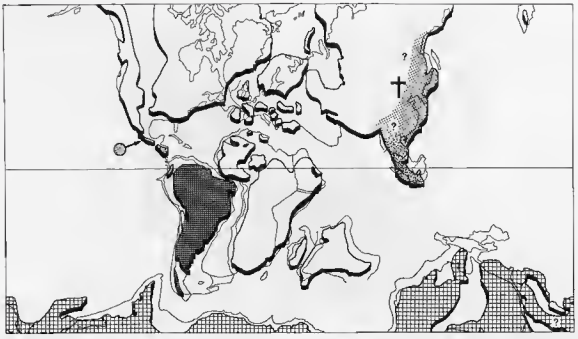


FIG. 1258. — Répartition hypothétique du groupe *Euceroplatus*+ au début du Crétacé supérieur. Croix : Mangasinae.

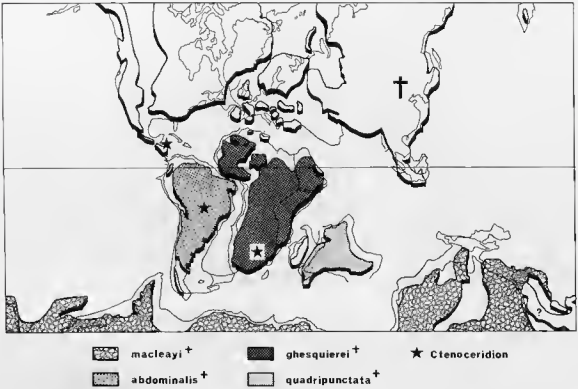


FIG. 1259. — Répartition hypothétique du groupe *Heteropterna*+ au début du Crétacé supérieur. Croix : Mangasinae.

Source : MNHN, Paris

en voie de se séparer en ses deux sous-genres, *Ctenoceridion s. str.* sur la plaque africaine, *Gymnoceridion* sur le bouclier américain. *Heteropterna*, lui, est déjà divisé en quatre lignées : *abdominalis*+, néotropicale, *ghesquierei*+, afrotropicale, *quadripunctata*+, indienne, et *macleayi*+ en Australie et en Antarctique, peut-être sur la Tasmantis (fig. 1259). Le groupe *Heteropterna*+ est donc purement gondwanien au Crétacé moyen.

Les genres de *Keroplatini* restants ne comptent qu'une espèce, ou deux ou trois, à répartition très localisée ; ils sont sans doute en place dès cette époque, mais il n'est pas possible d'en dire plus. Il en va de même pour les douze genres d'*Orfeliini*, non révisés, dont on a estimé plus haut (p. 601) l'âge minimum au Crétacé et au début du Tertiaire.

Keroplatidae et expansion terrestre

Dans les chapitres précédents, j'ai examiné la répartition des Keroplatidae dans l'optique de la tectonique globale, et tenté de déterminer le *terminus post quem non* de taxa présumés monophylétiques en appliquant le principe simple d'établir le cladogramme de zones actuel grâce à la phylogénie, puis de remonter dans le temps jusqu'à ce que les aires de répartition n'en fassent plus qu'une. À de nombreuses reprises, des non-congruences sont apparues, qui m'ont contraint à avoir recours à des migrations à longue distance, et à des espèces hypothétiques ; j'ai souligné plusieurs fois que d'autres hypothèses géologiques, presque toujours expansionnistes, évitaient d'avoir recours à ces solutions *ad hoc*.

Les modèles de l'expansion terrestre ont une grande importance sur la reconstitution de l'évolution spatio-temporelle de tous les taxa ayant des représentants dans le sud-est asiatique, puisque selon cette théorie celui-ci se rattache au Gondwana (*cf.* p. 549 et fig. 1209-1210), et c'est précisément dans l'histoire de ces groupes qu'apparaissent des réfutations potentielles de la tectonique globale. Le modèle de Shields (1983) à en outre des conséquences fondamentales sur les répartitions transpacifiques, puisqu'au contraire de celui d'Owen (1981, 1983), il ferme l'Épacifique jurassique. En raison de l'existence dans le Pacifique actuel de croûte océanique d'âge fin Jurassique moyen-début Jurassique supérieur (Sclater, Parsons & Jaupart, 1981 ; Owen, 1983 ; Weijermars, 1986), ce modèle implique un âge au plus tard du début du Jurassique moyen.

Il faut également noter que le modèle d'Owen implique des relations Magellania-Australie *via* l'Antarctique (fig. 1209), comme dans la tectonique globale, tandis que celui de Shields suppose encore, en plus de la voie Magellania-Antarctique-Australie, une relation quasi directe entre Amérique du Sud et Australie par deux routes possibles, la Nouvelle-Guinée, elle-même au contact de la terre de la Sonde, et la Nouvelle-Zélande (fig. 1210). Ce même modèle isole l'Inde de Madagascar, alors que les correspondances géologiques entre ces deux plaques, et entre Madagascar et l'Afrique, semblent bien établies pour le Jurassique. L'hypothèse de Shields est surtout fondée sur la biogéographie (formes fossiles et actuelles), mais prend aussi en compte la tectonique et la stratigraphie de certaines régions. Elle est appuyée sur une cartographie ingénieuse, mais qui n'est pas satisfaisante en ce qui concerne la position de Madagascar et de celle de la Nouvelle-Zélande ; je prendrai avec sa carte primitive la liberté de replacer cette dernière à proximité de l'Antarctique (fig. 1262, 1267, etc.), position qui semble à l'heure actuelle incontestée (*cf.* p. 558). Le problème de la disjonction de la Lémurie dans ce modèle reste posé.

Les lignes qui suivent confronteront donc l'aire de répartition de certains taxa aux modèles de la tectonique globale (cartes « modern dimensions Earth » d'Owen), de l'expansion terrestre selon Owen (cartes en % du diamètre actuel), et de l'hypothèse de Shields sur le Pacifique du Jurassique. Les groupes non étudiés ci-dessous habitent une seule plaque, ou leur répartition est congruente avec la tectonique globale ; ces derniers sont principalement transatlantiques et transantarctiques, et ne peuvent donc être testés significativement par les modèles expansionnistes.

Source : MNHN, Paris

GENRE *CHIASMONEURA*

On a vu (p. 571) que les trois sous-genres de *Chiasmoneura* devaient déjà être individualisés dès la fin du Jurassique. Cependant, si l'on reporte leur répartition sur la carte « globale » de cette époque, elle forme trois zones discontinues (même compte tenu du fait que l'absence du genre en Indochine, en Nouvelle-Guinée, à Sumatra, aux Célèbes, etc., comme déjà noté, peut sans inconvénient être attribuée à l'insuffisance des récoltes). Deux de ces zones peuvent être réunies par l'Antarctique oriental (fig. 1260), mais la troisième, indomalaise, n'a été au contact avec les deux premières qu'au Miocène (avec l'Australie seulement, *via* la Nouvelle-Guinée). Si le groupe oriental (sous-genre *Chiasmoneura s. str.*) était le fruit d'une dispersion vers l'Asie du sud-est à partir d'une espèce ancestrale australasienne, *Ch. concinna*, d'Australie, serait l'espèce-sœur du reste du sous-genre, ce qui n'est pas le cas (fig. 1227) ; le cladogramme implique au contraire une origine indo-malaise.

Dans l'hypothèse de l'expansion, la carte de l'Oxfordien d'OWEN met les trois aires actuelles en continuité (fig. 1261). Congruente avec la répartition de *Chiasmoneura*, elle ne résout pas pour autant l'énigme du sous-genre malgache, *Synesostyla*, plus étroitement apparenté à *Prochiasmoneura*, afro-australasien, plutôt qu'à *Chiasmoneura s. str.* Au contraire, dans l'hypothèse de SHIELDS (telle que je l'ai modifiée en déplaçant la Nouvelle-Zélande), les aires australasienne et orientale du genre se trouvent en continuité, mais il y a rupture avec l'aire africano-malgache (fig. 1262).

Aucun modèle géophysique n'explique donc de façon satisfaisante la répartition des *Chiasmoneura*, ce qui conduit, comme je l'ai déjà dit, ou à évoquer quelque dispersion aléatoire, ou à remettre en question l'analyse phylogénétique.

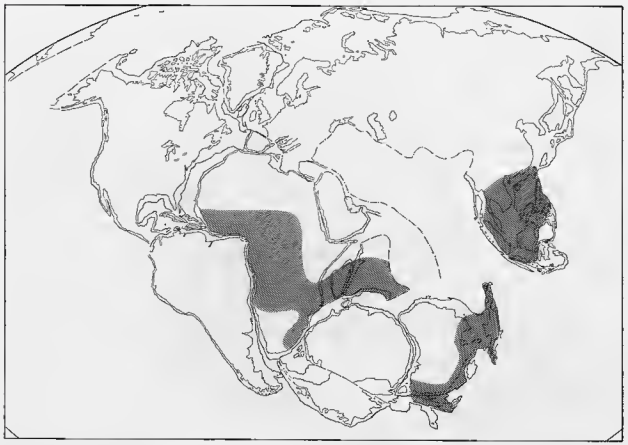


FIG. 1260. — Aire de répartition potentielle actuelle du genre *Chiasmoneura* reportée sur la carte du Jurassique supérieur d'OWEN (1983), hypothèse de la tectonique globale.

Source : MNHN, Paris

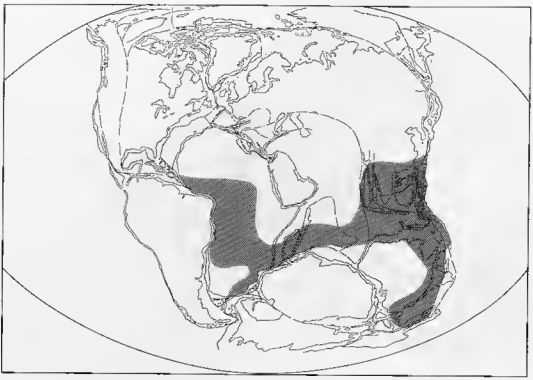


FIG. 1261. — Aire de répartition potentielle actuelle du genre *Chiasmoneura* reportée sur la carte du Jurassique supérieur d'OWEN (1983), hypothèse de l'expansion (84 % du diamètre actuel).

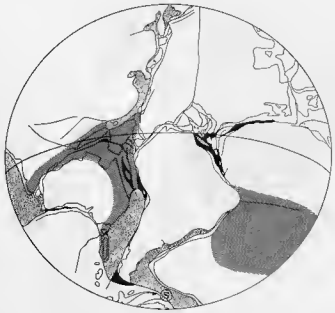


FIG. 1262. — Aire de répartition potentielle actuelle du genre *Chiasmoneura* reportée sur la carte du Jurassique de SHIELDS (1983), hypothèse de l'expansion.

Source : MNHN, Paris

Keroplatus du groupe *tergatus*+

Ce groupe rassemble les *Keroplatus* afrotropicaux et néotropicaux et leur groupe-frère australien, *K. tergatus*. Cette répartition reportée sur la carte de l'Oxfordien dans le modèle global donne deux aires qui ne peuvent être reliées que par l'Antarctique oriental, et alors le groupe aurait dû gagner la Lémurie, ou par l'Antarctique occidental, et il devrait habiter au moins la Magellania (fig. 1263). Le problème n'est pas différent dans l'hypothèse d'expansion d'Owen. Par contre, l'aire de répartition devient unique sur la carte de Shields, si l'on excepte la Nouvelle-Guinée (fig. 1264). Le modèle de Shields rend donc compte de façon plus économique des relations phylogénétiques et de la répartition du groupe *tergatus*+, mais l'éventuelle présence d'un de ses représentants en Nouvelle-Guinée serait dénuée de signification, vu les relations étroites ayant toujours existé entre celle-ci et l'Australie.

Genre *Euceroplatus*

Le report de la répartition des *Euceroplatus* sur la carte globale du Jurassique supérieur donne deux aires, l'une orientale, l'autre indo-australienne (fig. 1265), qui devraient avoir des relations de zones-sœurs, ce qui est réfuté par le cladogramme (fig. 1244, 1265). Il n'en va pas de même avec le modèle de l'expansion, dans lequel l'aire du genre se trouve en continuité. Celle-ci est assurée par la Grande Inde dans l'hypothèse d'Owen (fig. 1266) ; elle est directe dans celle de Shields (fig. 1267).

J'ai présumé que la vicariance à l'origine des deux grandes lignées d'*Euceroplatus, hutsoni*+ et *notaticoxa*+ était d'origine écologique (p. 590). Dans l'hypothèse de l'expansion, celle des lignées *notaticoxa*+ *s. str.* et *paucimaculatus*+ serait alors la rupture de la connection Inde-Australie (directe ou *via* l'Antarctique), située par Owen au Crétacé supérieur. Cette explication élimine quantité d'hypothèses de dispersion dans la

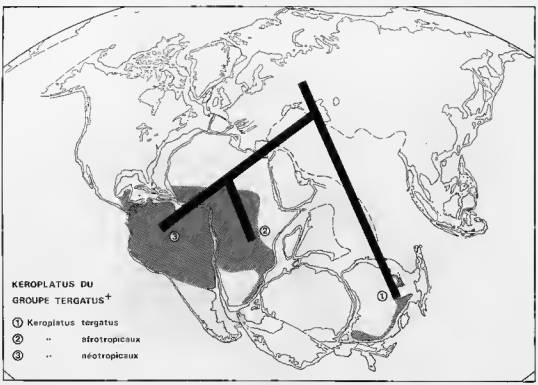


FIG. 1263. — Aire de répartition potentielle actuelle des *Keroplatus* du groupe *tergatus*+ reportée sur la carte du Jurassique supérieur d'Owen (1983), hypothèse de la tectonique globale.

Source : MNHN, Paris

FIG. 1264. — Aire de répartition potentielle actuelle des *Keroplatus* du groupe *tergatus*+ reportée sur la carte du Jurassique de SHIELDS (1983), hypothèse de l'expansion.

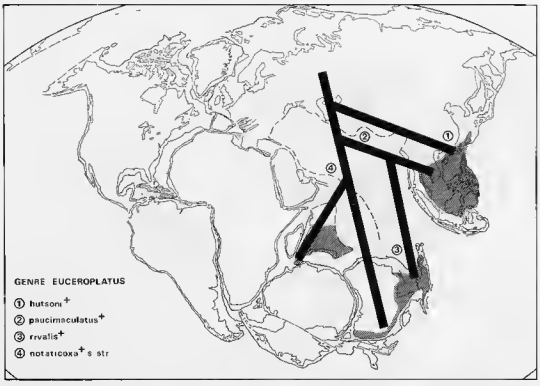


FIG. 1265. — Aire de répartition potentielle actuelle du genre *Euceroplatus* reportée sur la carte du Jurassique supérieur d'OWEN (1983), hypothèse de la tectonique globale.

Source : MNHN, Paris

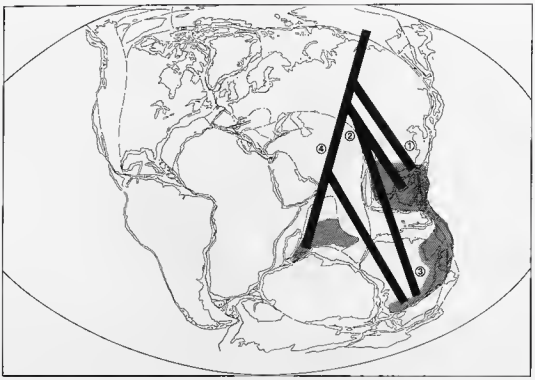


FIG. 1266. — Aire de répartition potentielle actuelle du genre *Euceroplatus* reportée sur la carte du Jurassique supérieur d'OWEN (1983), hypothèse de l'expansion (84 % du diamètre actuel). Chiffres comme sur la fig. 1265.

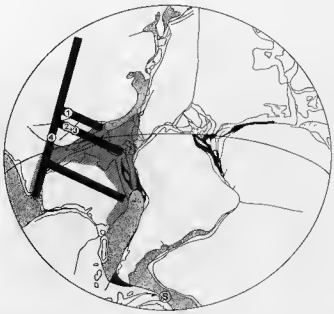


FIG. 1267. — Aire de répartition potentielle actuelle du genre *Euceroplatus* reportée sur la carte du Jurassique de SHIELDS (1983), hypothèse de l'expansion. Chiffres comme sur la fig. 1265.

Source : MNHN, Paris

règion oriento-australasienne, mais ne dispense pas d'y avoir recours en ce qui concerne l'origine du couple *notaticoxa-cantrelli*.

GENRE *PLATYROPTILON*

Le problème de ce genre à répartition transpacifique tropicale a déjà été évoqué (p. 592) : son aire actuelle, reportée sur la carte du Jurassique supérieur dans l'hypothèse globale, donne trois zones distinctes, Amérique tropicale, Australie-Nouvelle-Guinée et Sud-est asiatique (fig. 1268). Le genre se rencontrant au Sulawesi, qui appartient partiellement à l'Arc externe de Banda, j'ai postulé que la liaison oriento-australasienne aurait pu se faire au cours de la dérive de celui-ci, primitivement adjacent à la plaque australienne. Quant à celle-ci, elle ne peut être reliée à l'Amérique du Sud que par l'Antarctique occidental, ce qui m'a amené à penser que la présence du genre en Nouvelle-Zélande était vraisemblable ; cette hypothèse implique une disparition ultérieure du genre dans la Magellanie. Le schéma est le même dans le modèle expansionniste d'OWEN.

Par contre, j'ai déjà souligné que l'aire ancestrale de *Platyroptilon* devient continue au sud de l'équateur du Pacifique jurassique de SHIELDS (fig. 1269). La première vicariance aurait alors été provoquée par l'ouverture de l'Éopacifique, la deuxième par celle de la mer de Banda. Ce modèle est le plus économique, puisqu'il dispense de postuler des disparitions et une espèce néo-zélandaise hypothétique ; il serait par contre réfuté par la découverte d'une telle espèce.

GENRE *SETOSTYLUS*

J'ai déjà dit (p. 593, 595) qu'il était totalement impossible d'expliquer l'écartèlement de ce genre entre la règion néotropicale et la règion orientale, que ce soit dans le modèle de la tectonique globale (fig. 1270) ou dans celui de l'expansion d'OWEN. Il faudrait alors postuler une répartition circum-pacifique à l'origine, suivie de disparitions sur d'immenses règions. Ici encore, seule l'hypothèse de SHIELDS permet d'obtenir une aire ancestrale continue, semblable à celle des *Platyroptilon*, sauf qu'elle n'inclut pas la règion australasienne (fig. 1271).

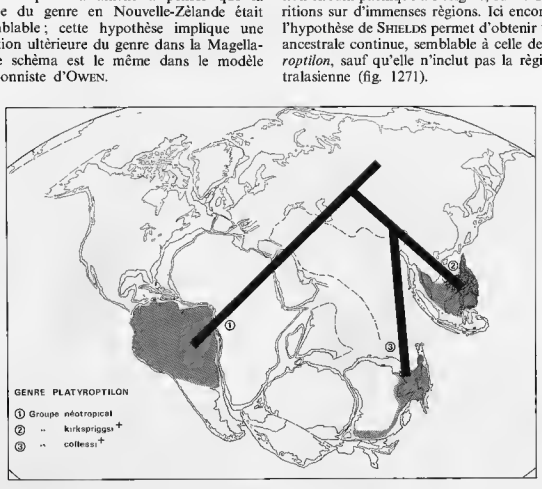


FIG. 1268. — Aire de répartition potentielle actuelle du genre *Platyroptilon* reportée sur la carte du Jurassique supérieur d'OWEN (1983), hypothèse de la tectonique globale.

Source : MNHN, Paris

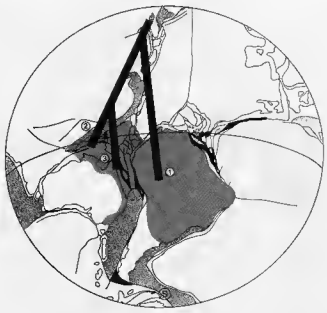


FIG. 1269. — Aire de répartition potentielle actuelle du genre *Platyroptilon* reportée sur la carte du Jurassique de SHIELDS (1983), hypothèse de l'expansion.

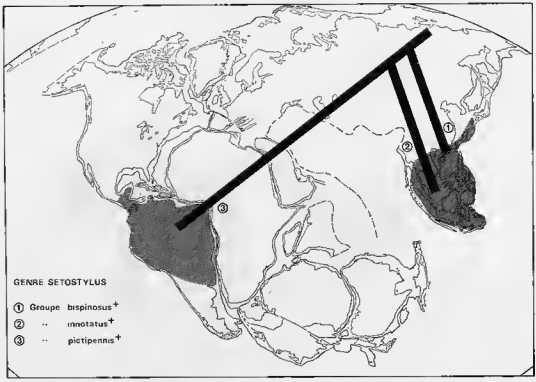


FIG. 1270. — Aire de répartition potentielle actuelle du genre *Setostylus* reportée sur la carte du Jurassique supérieur d'OWEN (1983), hypothèse de la tectonique globale.

Source : MNHN, Paris

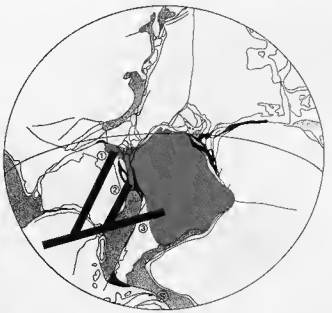


FIG. 1271. — Aire de répartition potentielle actuelle du genre *Setostylus* reportée sur la carte du Jurassique de SHIELDS (1983), hypothèse de l'expansion.

Comme dans le cas d'*Euceroplatus*, la première branche du cladogramme, représentée par le groupe *bispinosus*⁺ est composée de deux espèces à affinités tempérées. La première vicariance à l'origine de la séparation du genre en deux lignées, *bispinosus*⁺ et *pictipennis*⁺-*innotatus*⁺, pourrait être d'ordre écologique (encore qu'une espèce du groupe *innotatus*⁺, *S. stubbsi*, soit également d'altitude). Quant à la séparation de *pictipennis*⁺-*innotatus*⁺ en deux lignées, elle aurait bien entendu été provoquée par l'ouverture de l'Éopacifique.

GROUPE *XENOKEROPLATUS*⁺

Le groupe *Xenokeroplatus*⁺ présente une configuration tout à fait surprenante, puisqu'il est formé de deux genres australasiens, *Xenokeroplatus* et *Nauarchia*, et d'un genre néotropical, *Duretina*, ce dernier étant le frère de *Nauarchia*. Comme je l'ai déjà fait remarquer (p. 595), même s'il faut préférer l'hypothèse de phylogénie inverse, et postuler des disparitions, cette répartition demeure transpacifique et discontinue même sur la carte globale du Jurassique (fig. 1272). Il en va de même dans l'hypothèse d'OWEN, tandis que celle de SHIELDS est parfaitement congruente. L'étrange relation de groupes-frères entre *Duretina* et *Nauarchia* trouve même ici une élégante explication dans une première séparation de la Nouvelle-Guinée occidentale de l'ensemble Nouvelle-Guinée orientale-bouclier sud-américain (fig. 1273).

GROUPE *TERGOSTYLUS*⁺

J'appellerai ainsi l'ensemble des trois genres *Euceroplatus*, *Platyroptilon* et *Setostylus*, formant le sous-groupe monophylétique *Euceroplatus*⁺, du groupe *Xenokeroplatus*⁺ et du genre *Tergostylus*, afrotropical. Il y a de bonnes raisons de penser que ces trois taxa forment ensemble un groupe monophylétique, mais leurs relations réciproques ne peuvent être déterminées pour l'instant ; c'est pourquoi les cartes présentées ne comprennent pas de cladogrammes.

La superposition des aires actuelles occupées par *Tergostylus*⁺ dans l'hypothèse globale abou-

Source : MNHN, Paris

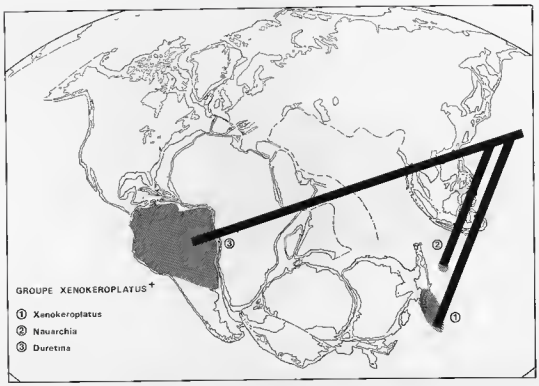


FIG. 1272. — Aire de répartition potentielle actuelle du groupe *Xenokeroplatus*+ reportée sur la carte du Jurassique supérieur d'OWEN (1983), hypothèse de la tectonique globale.

FIG. 1273. — Aire de répartition potentielle actuelle du groupe *Xenokeroplatus*+ reportée sur la carte du Jurassique de SHIELDS (1983), hypothèse de l'expansion.

Source : MNHN, Paris

tit à quatre zones discontinues, le genre *Tergostylus* s'intercalant sur le bouclier africain entre les aires d'*Euceroplatus*+ et celles de *Xenokeroplatus*+ (fig. 1274). Le modèle d'Owen réduit ces aires à deux, mais toujours avec l'interposition de *Tergostylus* (fig. 1275). Au contraire, la carte de Shields donne une aire ancestrale sans discontinuité, la lignée *Tergostylus* se trouvant en position correcte par rapport à l'un ou l'autre groupe-frère possible (fig. 1276). À cet égard, l'hypothèse de Shields est beaucoup plus satisfaisante pour la lignée *Tergostylus*+ que tout autre modèle, comme on a vu que c'était le cas de chaque genre constituant ses deux composants polytypiques, *Euceroplatus*+ et *Xenokeroplatus*+.

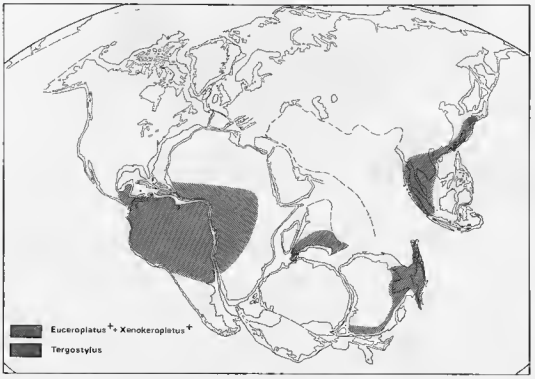


FIG. 1274. — Aire de répartition potentielle actuelle du groupe *Tergostylus*+ reportée sur la carte du Jurassique supérieur d'Owen (1983), hypothèse de la tectonique globale.

Groupe *Heteropterna*+

Ce groupe est constitué de deux genres seulement, *Heteropterna* et *Ctenoceridion*. Reportée sur la carte du Jurassique supérieur dans l'hypothèse de la tectonique globale, la répartition du groupe forme trois aires, l'une réunissant l'Amérique du Sud, l'Afrique et l'Inde (si son absence à Madagascar est tenue comme peu significative), l'autre en Australasie et la troisième en région orientale (fig. 1277). On a vu que cette répartition ne pouvait être expliquée que si le groupe afro-oriental *ghesquierei*+ se révélait être plus étroitement apparenté au groupe néotropical *abdominalis*+ qu'au groupe oriental *quadripunctata*+ (p. 599) ; le scénario retracé figure 1283 implique encore une espèce néo-zélandaise hypothétique et de nombreuses dispersions. Le modèle global entraîne donc l'émission de plusieurs hypothèses *ad hoc*.

On obtient une aire ancestrale continue dans les deux modèles expansionnistes, l'un par l'intermédiaire de la Grande Inde (Owen, fig. 1278), l'autre directement (Shields, fig. 1279). Dans l'un comme l'autre cas, l'exigence de la relation de groupes-frères *ghesquierei*+-*abdominalis*+ est maintenue, mais il n'est pas besoin d'invoquer une espèce néo-zélandaise et des séries de dispersions.

Source : MNHN, Paris

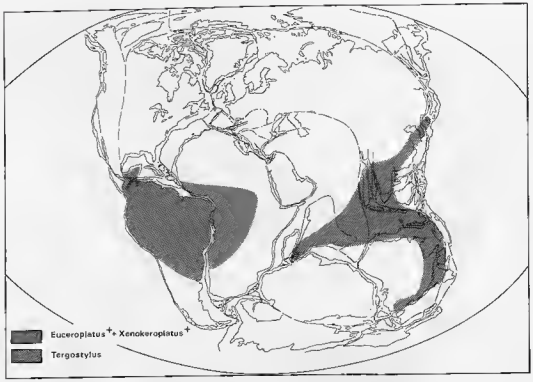


FIG. 1275. — Aire de répartition potentielle actuelle du groupe *Tergostylus*+ reportée sur la carte du Jurassique supérieur d'OWEN (1983), hypothèse de l'expansion (84 % du diamètre actuel).

FIG. 1276. — Aire de répartition potentielle actuelle du groupe *Tergostylus*+ reportée sur la carte du Jurassique de SHIELDS (1983), hypothèse de l'expansion.

Source : MNHN, Paris

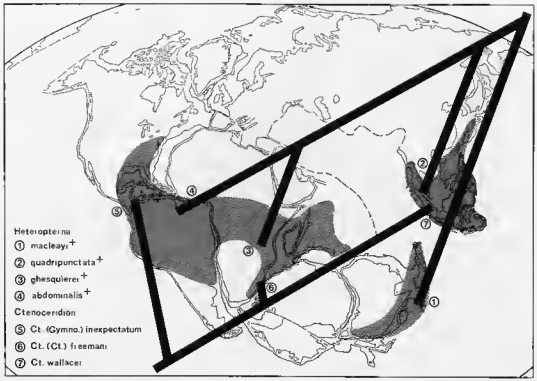


FIG. 1277. — Aire de répartition potentielle actuelle du groupe *Heteropterna*+ reportée sur la carte du Jurassique supérieur d'OWEN (1983), hypothèse de la tectonique globale.

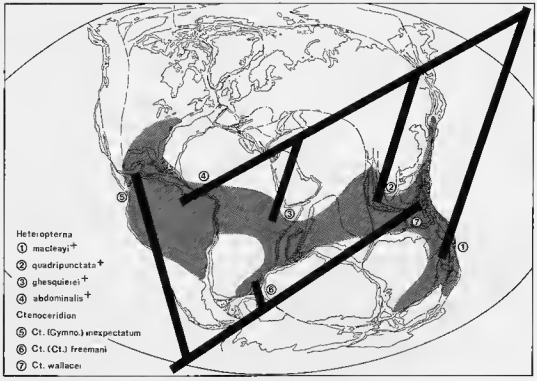


FIG. 1278. — Aire de répartition potentielle actuelle du groupe *Heteropterna*+ reportée sur la carte du Jurassique supérieur d'OWEN (1983), hypothèse de l'expansion (84 % du diamètre actuel).

Source : MNHN, Paris

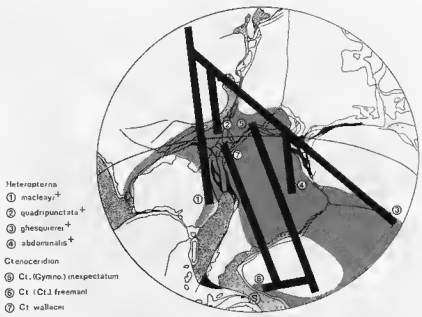


FIG. 1279. — Aire de répartition potentielle actuelle du groupe *Heteropterna*+ reportée sur la carte du Jurassique de SHIELDS (1983), hypothèse de l'expansion.

DISCUSSION

Les lignes qui précèdent ont montré que neuf des dix-huit genres de *Keroplatini*, formant ensemble un groupe monophylétique, ont des répartitions qui réfutent les reconstitutions paléographiques du Jurassique selon l'hypothèse de la tectonique globale. Des exemples biogéographiques réfutant ces mêmes modèles ont été donnés par certains paléontologistes pour les mêmes périodes, celles de la Pangée. Ce sont notamment les exemples classiques des Lystrosaures, et des flores à *Glossopteris*, évoqués plus haut (p. 549). La répartition de ces formes et de celles qui leur sont associées trouve une explication biogéographique plus logique et plus satisfaisante lorsqu'elle est placée sur des reconstitutions paléogéographiques à rayon terrestre plus petit, c'est-à-dire, pour cette époque, de l'ordre de 80 % du rayon actuel. Ces données paléontologiques soulignent également l'inconvénient d'une Paléotéthys orientale de type bassin océanique large, qui semble géologiquement mal documentée (STÖCKLIN, 1983) et qui à coup sûr aurait constitué une barrière infranchissable pour des animaux terrestres (sauf à envisager toute une série d'hypothèses de dispersion *ad hoc*).

En ce qui concerne les genres de Keroplatidae restants, ils sont principalement septentrionaux, et les éléments australs de l'un d'eux (*Keroplatus* du groupe *tergatus*+) correspondent au même modèle. Il est bien évident au vu des cartes que les deux hypothèses expansionnistes ne peuvent être testées par les répartitions de type holarctique (ou transantarctique), les rapports entre les régions en cause n'étant pas sensiblement différents de ce qu'ils sont dans la tectonique globale. NELSON (1985) a bien fait remarquer que ce sont sur les seules aires pacifiques tropicales qu'interviennent les modèles alternatifs à la tectonique globale, expansion terrestre et Pacifica, et les tracés énumérés plus haut en sont une démonstration.

Par ailleurs, l'hypothèse d'OWEN est fondée à la fois sur la géométrie, la cartographie, l'étendue et l'âge des planchers océaniques, notamment l'absence de certains d'entre eux le long de marges passives (sans subduction)[101]. La majeure partie de la croûte océanique est mainte-

101. OWEN propose des taux d'expansion lents, à l'inverse de CAREY et SHIELDS qui, eux, envisagent des taux d'expansion rapide ; c'est d'ailleurs une pomme de discorde dans le « camp expansionniste ».

Source : MNHN, Paris

nant cartographiée, et l'âge des fonds océaniques est connu : rappelons qu'il n'en existe pas de plus anciens que le Jurassique moyen, vers — 160-180 MA. L'absence de terrains plus âgés serait due au fonctionnement des zones de subduction dans les marges actives, subduction déjà requise au départ pour rendre compte de la loi de conservation des aires et de l'absence de fonds océaniques pré-jurassiques qui auraient constitué le plancher de la Panthalassa ; aucune explication n'est donnée de cette absence au niveau des marges passives. S'il comble la Téthys par la « Grande Inde », OWEN maintient précisément un immense Éopacifique dans ses reconstructions du Jurassique, et ne fait pas allusion à la biogéographie. Au contraire, le modèle de SHIELDS supprime à la fois Téthys et Éopacifique au Jurassique inférieur. Il repose principalement sur les répartitions de type transpacifique d'animaux et de plantes actuels et fossiles : c'est une hypothèse de biogéographe plus que de géologue (encore qu'il ne manque pas de fournir des arguments géologiques en sa faveur), et il est donc tout à fait naturel qu'elle soit testée favorablement par les Keroplatidae transpacifiques. Leur exemple s'ajoute à ceux cités par cet auteur, mais il constitue aussi un test de son hypothèse dans la mesure où ceux qu'il présente n'ont pas été analysés dans le cadre méthodologique précis de la biogéographie de la vicariance.

Le problème des répartitions transpacifiques n'est pas nouveau pour les biogéographes, et il paraît difficile de nier qu'elles correspondent bien à un tracé généralisé que CROIZAT (1958, 1964) a sérieusement argumenté. Il semble cependant que les géologues ne sont pas disposés, actuellement, à accepter des hypothèses d'expansion rapide telles que celles de CAREY (1975, 1976) et de SHIELDS, ni même celle, plus lente, d'OWEN ; tout au plus tolèreraient-ils une expansion de l'ordre du millimètre par an (*cf.* WEIJERMARS, 1986).

Je ne prétends pas ici prendre parti en faveur de l'une ou l'autre de ces hypothèses, car comme NELSON (1985), je ne considère pas que le but de la biogéographie soit nécessairement de tester la validité des hypothèses géologiques. Tout au plus me contenterai-je de noter avec lui que, comme les anchois, les Keroplatidae ne mentent pas. De fait, ce que traduit la congruence des tracés transpacifiques qu'ils suivent avec le modèle de SHIELDS, ce n'est pas que celui-ci est forcément conforme à la réalité passée, mais tout au moins que l'Éopacifique n'a pas joué le rôle de barrière quasi infranchissable qu'implique l'étendue que les géologues « orthodoxes » lui attribuent ; il en va de même pour la Téthys. Le paradoxe ici est que nous sommes finalement contraints pour expliquer ces répartitions d'avoir recours, comme avant la reconnaissance «officielle» de la mobilité des continents, vers les années soixante, à d'hypothétiques ponts continentaux, chapelets d'îles, etc., commodément dévorés par la subduction.

Source : MNHN, Paris

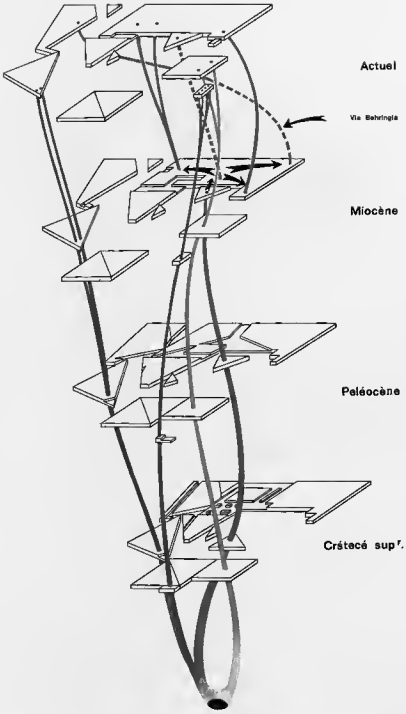


FIG. 1280. — Reconstitution schématique de l'évolution spatio-temporelle du groupe *Cerotelion** *s. str.* Genre *Mallochinus* en bleu, groupe *pendleburyi** en rouge, groupe *funereum** en vert. Les flèches noires représentent des événements de dispersion.

Source : MNHN, Paris

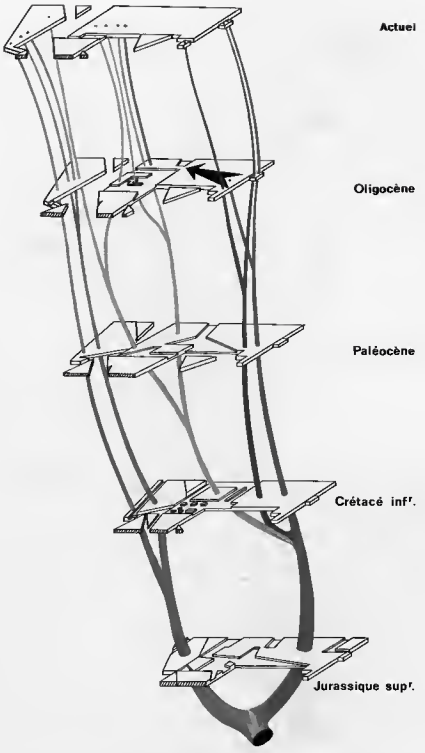


FIG. 1281. — Reconstitution schématique de l'évolution spatio-temporelle des *Keroplatus* holarctiques (plus *K. rufus*, oriental). Groupe *militaris*+ en bleu, groupe *tipuloides*+ *s. str.* en orangé, groupe *testaceus*+ *s. str.* en jaune, groupe *rufus*+ en vert. La flèche noire représente un événement de dispersion.

Source : MNHN, Paris

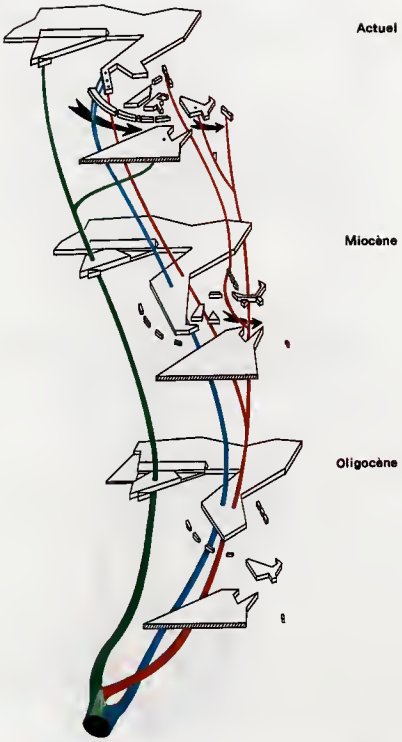


FIG. 1282. — Reconstitution schématique de l'évolution spatio-temporelle du genre *Euceroplatus*. Groupe *notaticoxa** *s. str.* en vert, groupe *paucimaculatus** en rouge, groupe *hutsoni** en bleu. Les flèches noires représentent des événements de dispersion.

Source : MNHN, Paris

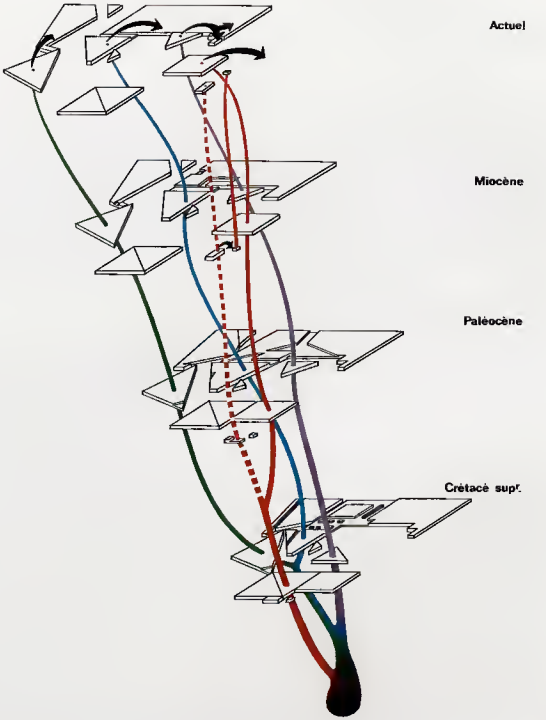


FIG. 1283. — Reconstitution schématique de l'évolution spatio-temporelle du sous-genre *Heteropterna s. str.* Groupe *abdominalis*[+] en vert, groupe *macleayi*[+] en rouge, groupe *ghesquierei*[+] en bleu ; groupe *quadripunctata*[+] en violet. Tireté : espèce néo-zélandaise hypothétique. Les flèches noires représentent des événements de dispersion.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS

Les résultats obtenus et les hypothèses émises dans ce travail sur les Keroplatidae permettent d'en tirer un certain nombre de conclusions — et de poser quelques questions — d'ordre morphologique, systématique, phylogénétique, paléontologique, géophysique et biogéographique, ainsi que des enseignements de portée plus générale sur ces disciplines, conclusions et enseignements qui mettront en évidence en même temps le programme des futures recherches à entreprendre.

Morphologie

Dans la Partie consacrée à ce sujet, j'ai surtout procédé à un travail descriptif, la plupart des structures analysées et illustrées l'étant pour la première fois. Il m'a semblé important d'établir par la même occasion une nomenclature cohérente avec celle des travaux généraux récents, et notamment avec l'important ouvrage de référence que constitue le *Manual of Nearctic Diptera*. Ainsi les futures descriptions morphologiques et systématiques sur les Mycetophiloidea pourront-elles être uniformisées et donc se prêter mieux aux études comparatives. Les problèmes d'homologie n'ont été qu'effleurés dans cette perspective ; ils sont repris en détail dans l'analyse phylogénétique des caractères, fondement de la Partie phylogénétique.

La détermination du sens de l'évolution de près de 200 morphoclines, l'élucidation des grandes tendances évolutives de la nervation alaire, la détermination du plan de base des genitalia mâles et femelles, ne manqueront pas d'être utiles à la poursuite des recherches sur la phylogénie des Mycetophiloidea et plus généralement, je l'espère, sur celle des Bibionomorpha. Quelques problèmes particuliers seraient à étudier dans le cadre de ces futures recherches.

Chez les imagos, il serait intéressant de savoir si des structures telles que le sclérite médiocelaire des Arachnocampinae, le front excessivement développé d'*Hesperodes* et de *Vockerothia*, les soies génitales endophalliques de certains *Tergostylus*, et surtout le sclérite cérébral des Macrocerinae, ont des équivalents chez d'autres familles. Le clypéus, lorsqu'il est divisé en deux, est-il homologue à l'antéclypéus et au postclypéus des Insectes inférieurs, ou bien s'agit-il d'une division secondaire comme je l'ai supposé ? Lorsque les palpes des Nématocères comprennent cinq articles ou moins, le premier d'entre eux représente-t-il bien le palpifère ou est-ce, comme on le croit plus généralement, un vrai palpomère ? Peut-on établir le plan des modalités d'allongement de la trompe des Diptères ? La dénudation des latérotergites, et en général des pleurites, est-elle bien toujours apomorphe ? Les peignes et les cryptes des tibias antérieurs sont-ils homologues, et la crypte représente-t-elle bien l'état primitif ? La petite nervure Sc2 est-elle bien, comme je le crois, une transverse radio-costale basalisée, ou bien une bifurcation de la nervure longitudinale Sc1 ? L'étude des nervations fossiles et actuelles permettrait-elle de corroborer l'hypothèse émise ici, selon laquelle la « transverse basale », ou « médiocubitale » est de nature composite : une fausse transverse, tb, et une vraie, mcu ? En ce qui concerne l'abdomen, le sclérite intercalaire relève-t-il du territoire du premier segment, ou du deuxième ? Le phallosome des Bibionomorpha, encore peu connu, a-t-il un plan de base conforme à celui déterminé ici pour les Keroplatidae ?

Chez les larves, est-il possible de reconstituer le plan de base des sensilles céphaliques ? Existe-t-il quelque part des structures homologues à la région coronale desclérifiée de certains *Keroplatini* ? Quelle est la signification fonctionnelle des spinules et des zones écailleuses thoraciques et abdominales, et ces dernières ont-elles des équivalents dans les autres groupes ? Les lobes périanaux des *Keroplatini* sont-ils homologues à ceux

Source : MNHN, Paris

des Diptères primitifs ou bien, comme je le pense, des structures secondaires ?

Les réponses à toutes ces questions, et à bien d'autres posées dans la Partie morphologique ou l'analyse des caractères, ne peuvent venir que d'études de morphologie comparée menées sur toutes les familles de Bibionomorpha : la compréhension de la phylogénie de ce grand groupe de Diptères, et notamment l'étude féconde des nombreuses formes fossiles dont nous disposons, passe d'abord par ce type d'études. L'immense banque de données que représente la morphologie externe est demeurée bien faiblement exploitée après les travaux de la fin du XIX^e siècle et de la première moitié du XX^e siècle. La lecture de mes commentaires, et en particulier de l'analyse des caractères, montre à l'évidence combien faible est le nombre de travaux morphologiques modernes disponibles, insuffisance qui amène à citer sans cesse une dizaine de publications, toujours les mêmes, portant souvent sur des groupes bien éloignés des Mycetophiloidea.

Il est pourtant illusoire de penser que l'on pourra à l'avenir élaborer un système phylogénétique de l'ensemble des familles de Diptères, et des autres Insectes, sans développer ce corpus morphologique qui fait encore défaut. Dans leurs ouvrages généraux sur la morphologie des Diptères, HENNIG (1973), MCALPINE (1981) et TESKEY (1981), les auteurs, surtout le premier, ont consulté une bibliographie exhaustive : il est frappant de constater à leur lecture combien peu d'articles sont de portée générale, c'est-à-dire font référence à la variation et à l'homologie, et que l'exposé des connaissances acquises pose beaucoup plus de questions qu'il ne résoud de problèmes. Il faut y voir le résultat du désintérêt pour la morphologie de la communauté des biologistes, qui, parce qu'il existe des ouvrages généraux tels ceux de SNODGRASS et de MATSUDA, des manuels comme le *Traité de Zoologie* et le *Handbuch für Zoologie*, ont acquis l'idée fausse que le principal de la morphologie des Insectes est connu.

Je ne peux résister ici à citer *in extenso* un passage du grand morphologiste que fut Gordon Floyd FERRIS (FERRIS *in* FERRIS & REES, 1939) :

« *... it is the conviction of the present writer that when — far in the future — the task has been substantially completed, we shall have in the comparative morphology of the Insecta a body of fact that in its coherence and unity of principle will exceed in beauty anything that has yet been developed in connection with any other group of organisms. Those hundreds of thousands of species, which in the past have been something of a deterrent to a genuine advance of knowledge, will with their very richness and variety of form afford the materials with which to work on a scale elsewhere unrivalled. Upon the stage of that magnificent theater of biological process which have produced the greatest of all the animal phyla, the Arthropoda, we shall be able to see the unfolding and flowering of the processes of evolution with a clarity and a degree of detail that can nowhere else be attained. We shall have a spectacle that may — dare we hope ? — even compel the attention of biologists of the type that now sets the insects aside and only reluctantly admits an entomologist within the thinnest fringe of Biology* ». Voici un but propre à éveiller bien des enthousiasmes, si la morphologie retrouve au sein de la Biologie comparée la place qu'elle n'aurait jamais dû perdre.

SYSTÉMATIQUE

Comme pour la morphologie, le premier constat qui s'impose en matière de systématique est celui de l'insuffisance des recherches menées jusqu'ici, même sur le plan de la simple connaissance des espèces (sans parler des populations, où tout reste à faire). Si l'on ne compte que celles décrites ici, c'est à 52 sur 159 que s'élèvent les espèces nouvelles, tandis que huit genres sont inédits sur un total de 31. C'est donc le tiers des espèces, et le quart des genres des Keroplatidae étudiés qui sont révélés par le présent travail.

Il y a une quinzaine d'années, Charles-Paul ALEXANDER, qui a décrit dans sa longue carrière plus de 11 000 espèces de Tipuloidea, m'écrivait qu'à son avis seuls les Mycetophiloidea pouvaient rivaliser avec eux en nombre d'espèces. Pour la seule faune australienne, COLLESS (1970a) estime qu'un tiers au plus des espèces a été répertorié. L'étude de la faune afrotropicale n'a fait qu'effleurer l'Afrique orientale, et le grand centre d'endémisme qu'est Madagascar reste pratiquement *terra incognita* ; pourtant, alors que 80 espèces de Mycetophiloidea afrotropicaux étaient connues avant 1960, j'ai pu depuis en ajouter 278, toutes inédites ! La faune néotropicale demande à être entièrement révisée

Source : MNHN, Paris

(voir *Neoceroplatus* !) ; des dizaines d'espèces ont été décrites récemment de la Magellania, que l'on pouvait pourtant croire bien connue après la monographie de FREEMAN (1951). Les Mycetophiloidea néarctiques, certainement aussi diversifiés que les paléarctiques, n'ont pas été revus dans leur ensemble depuis JOHANNSEN (1910, 1912) et la monographie bien incomplète, et demeurée confidentielle, de FISHER (1937) ; chez les quelques genres révisés depuis, plus du tiers des espèces se sont révélées nouvelles, tandis que VOCKEROTH (1972, 1980) faisait connaître neuf genres inédits (dont certains holarctiques). Nous ne connaissons rien de la faune des Mycetophiloidea de la péninsule indochinoise et de l'immense Chine, orientale comme paléarctique. C'est donc littéralement des milliers d'espèces qu'il reste à découvrir avant que leur habitat ne se dégrade irrémédiablement. Ce travail d'inventaire et de systématique descriptive doit être accompli même dans notre pays, dont pourtant j'ai déjà fait connaître 250 espèces non citées comme françaises dans la Faune de SÉGUY (1940).

Ces remarques s'appliquent tout aussi bien aux Diptères en général, dont seuls ceux d'intérêt immédiat pour la société humaine sont à peu près à jour sur le plan de l'inventaire et de l'identification. L'expérience montre qu'une faune, un catalogue, un manuel d'identification, sont à refaire environ tous les demi-siècles. L'absence de tels ouvrages pour beaucoup de régions biogéographiques, comme la date de publication de ceux qui existent déjà (même pour la faune paléarctique en général, et la France en particulier), indiquent assez l'ampleur des tâches futures [102].

PHYLOGÉNIE

En ce qui concerne la Partie phylogénétique de ce travail, il est évident que les lacunes de la systématique descriptive ont leur retentissement sur la valeur des schémas donnés par l'analyse phylogénétique. De nombreuses espèces, et sans doute quelques genres, viendront s'intercaler dans les cladogrammes présentés ici. J'ai cependant pu constater qu'après leur élaboration, l'introduction de trois genres, *Micrepimera*, *Nauarchia* et *Xenokeroplatus*, ainsi que d'assez nombreuses espèces, parvenus tardivement, ne posait pratiquement pas de problème : ils ont tous aisément trouvé leur place, sans provoquer de bouleversement des hypothèses déjà émises. C'est sans doute un test favorable de la signification phylogénétique des caractères retenus. Ceux-ci sont déjà nombreux pour les imagos. Si d'autres sont certainement à découvrir, je crois avoir suffisamment mis en évidence les tendances évolutives du groupe pour ne pas en attendre de changements radicaux dans la classification proposée. Il n'en demeure pas moins de nombreux points à résoudre.

Beaucoup d'hypothèses de parallélisme ont été avancées dans ce travail. Ces parallélismes portent surtout sur des phénomènes de perte (ocelles, nervures Sc2 et R4, macrochètes tibiaux, scutellaires, etc.) ; ils sont mis en évidence par les matrices de caractères données en annexe. Ces hypothèses devront être testées par l'étude plus approfondie de la variation au sein des *Orfeliini*, et du plus grand nombre possible d'autres Mycetophiloidea. Les relations phylogénétiques entre les *Keroplatini* des groupes *Euceroplatus*+ et *Xenokeroplatus*+ n'ont pas été élucidées. Une étude plus poussée des espèces du genre *Platyroptilon* est nécessaire, de même que des *Heteropterna* orientaux, des *Keroplatus* du groupe *testaceus*+, tandis que le grand genre *Macrocera*, sans doute polyphylétique, attend d'être révisé.

Nombre de ces points demeurés obscurs seraient sans doute éclaircis par la découverte de nouveaux caractères. Je ne pense pas que l'étude des imagos puisse en révéler davantage, sauf sans doute dans les genitalia femelles, imparfaitement connus, mais la connaissance de nouvelles formes larvaires se montrerait certainement fructueuse. On a vu que les larves portaient de nombreuses structures, céphaliques surtout, riches de synapomorphies potentielles, mais dont la valeur est diminuée par l'ignorance dans laquelle nous sommes des premiers stades de la plupart des genres. Il est donc de la plus grande importance, sur le plan de la systématique comme sur celui de l'éthologie, de provoquer un

102. Je n'en veux pour preuve que la toute récente Faune de France des Sciomyzidae (VALA, 1989), qui porte le nombre d'espèces françaises de cette famille de 53 à 82.

Source : MNHN, Paris

renouveau d'intérêt pour les formes larvaires. Ces études ne peuvent se développer fructueusement que sur place : des missions ponctuelles ne donnent que des résultats ponctuels. Ainsi, en deux séjours de six semaines à la Station de Recherches de La Maboké (République Centrafricaine), j'ai bien pu découvrir les larves de quatre des cinq espèces de *Keroplatini* de la forêt ombrophile entourant la Station, mais aucune de celles des 18 espèces d'*Orfeliini* qui en sont signalées.

En ce qui concerne la méthodologie, j'ai déjà dit (p. 361) combien l'utilisation des homoplasies de développement était sujette à caution pour *édifier* des taxa ; il convient cependant de souligner le rôle indicatif qu'elles peuvent jouer dans la recherche des groupes monophylétiques.

Bien que des systématiciens tels que SAETHER (1983) ou TILLIER (1986) affirment que les phylogénéticiens ne peuvent reconnaître le parallélisme, l'analyse des caractères d'un groupe montre en général toute une série d'états apomorphes de caractères que l'on peut qualifier de peu significatifs, car on peut démontrer qu'ils se sont développés indépendamment à plusieurs reprises. C'est le cas par exemple de l'ocelle médian, qui peut disparaître ou non dans des groupes d'espèces dotés par ailleurs de synapomorphies assurant leur monophylie (*Keroplatus* néotropicaux), des rangées de microchètes tibiaux, etc. Ces parallélismes sont ainsi «débusqués» par une sorte d'analyse hors-groupe des caractères. Par contre, certains états sont plus exceptionnels et portent sur des organes habituellement de « bonne valeur » phylogénétique. Ceci s'est produit dans les genres *Heteropterna* et *Ctenoceridion*, que trois synapomorphies prononcées rassemblent dans le groupe de parenté *Heteropterna*+ (p. 536). Toutes les espèces du sous-genre *Heteropterna s. str.*, et l'unique espèce de *Ctenoceridion* du sous-genre *Gymnoceridion* portent une coloration alaire particulière, brune à taches costales blanches (*cf.* fig. 507, 585-586), tandis que les *Heteropterna s. str.* australasiens et le sous-genre *Ctenoceridion s. str.* partagent le mode exceptionnel de fissuration dorsoventrale des gonostyles (*cf.* fig. 499-500, 551-552). Ces deux fortes apomorphies sont donc uniques et exclusives à des groupes d'espèces qui semblent par ailleurs plus étroitement apparentées à d'autres, qui portent l'état plésiomorphe de ces caractères. Il est tout à fait légitime de penser que ces nouveautés évolutives font partie du potentiel génétique de la lignée *Heteropterna*+, et qu'elles viennent ainsi, en quelque sorte, renforcer l'hypothèse de monophylie du groupe. Mais leur présence pourrait tout aussi bien attirer l'attention sur la possibilité que deux genres paraphylétiques aient été édifiés. On a vu qu'*Heteropterna* et *Ctenoceridion* étaient fondés chacun sur une seule synapomorphie ; un groupement rassemblant les *Heteropterna* australasiens et *Ctenoceridion s. str.* a d'ailleurs été envisagé, et n'a été rejeté qu'en vertu du seul principe d'économie.

Les homoplasies de développement ne sont présumées telles que parce qu'elles réfutent une hypothèse de monophylie fondée sur d'autres caractères, ou parce qu'elles viennent soutenir une hypothèse de monophylie pour laquelle on n'a pas découvert de synapomorphies convaincantes. À ce titre, elles pourraient être tenues pour des explications *ad hoc*. Elles sont donc fort intéressantes à mettre en évidence, car elles pourraient représenter de véritables synapomorphies, masquées par des états apomorphes de caractères plus nombreux, ou plus spectaculaires (je pense ici à la pectination des antennes chez les deux sous-genres de *Ctenoceridion*), mais dont la possibilité d'apparition parallèle aurait été sous-estimée.

Sur un plan plus général, j'ai émis une première hypothèse sur les relations phylogénétiques des différentes familles que renferment les Mycetophiloidea. Elle demande à être testée de façon beaucoup plus approfondie par la recherche de nouvelles synapomorphies. Il faudra encore à l'avenir se pencher sur le problème des Cecidomyiidae. Cette famille a été considérée comme étroitement apparentée aux Sciaridae par ENDERLEIN (1911), qui s'était fondé pour cela sur la présence dans les deux familles d'un pont oculaire imaginal. Elle a été confortée par les recherches cytogénétiques de WHITE (1949, 1973), qui met en évidence dans les cellules somatiques des Sciaridae une élimination chromosomique qui se produit aussi chez les Cecidomyiidae, de même qu'un mécanisme particulier de la détermination du sexe. J'ai préféré tenir les Cecidomyiidae comme groupe-frère des Mycetophiloidea, mais il y a là des recherches à accomplir, en premier lieu cytogénétiques.

Il faut enfin regretter le peu d'applications qu'a encore la systématique phylogénétique en ce

Source : MNHN, Paris

qui concerne les Diptères, alors surtout qu'elle a été fondée par un diptériste, Willi HENNIG, et qu'un autre diptériste, Lars BRUNDIN lui a donné le retentissement qui lui manquait pour des raisons linguistiques, raisons que l'on ne peut plus invoquer en France depuis que plusieurs auteurs, et en premier un autre encore, Claude DUPUIS, en ont donné les fondements dans notre langue (DUPUIS, 1979 ; MATILE, TASSY & GOUJET, 1986 ; GOUJET *et al.*, 1988 ; voir aussi plusieurs chapitres de l'ouvrage coordonné par TASSY, 1986). Au niveau des grandes familles, ces révisions menées dans une optique phylogénétique ne peuvent se conduire qu'à l'échelle mondiale et, à ma connaissance, aucune n'a encore été publiée au sein de l'un ou l'autre des infra-ordres constituant les « Nématocères ». J'aurais mauvaise grâce à critiquer ce fait, puisque la présente révision des Keroplatidae est amputée de la grande tribu des *Orfeliini*, contrairement à ce que j'avais prévu à l'origine ; j'espère pouvoir compléter cette lacune ultérieurement. Il est certain qu'une monographie portant sur la phylogénie et la biogéographie d'une famille comportant plusieurs centaines, voire plusieurs milliers d'espèces, exige le rassemblement d'un matériel considérable, et que la collecte et l'interprétation des données peut demander de longues années de travail. Il me semble cependant que des entreprises de ce type seraient particulièrement enrichissantes pour la compréhension de l'évolution en tant que phénomène historique.

Enfin JANVIER (1986) a souligné à juste titre que la phylogénie moléculaire n'a longtemps joué qu'un rôle d'appoint à la morphologie comparée, et par conséquent à la systématique phylogénétique : au moment où ces recherches commencent à fournir des résultats crédibles, sans doute est-il temps de passer au stade de l'illumination réciproque chère à HENNIG, en développant *ensemble* ces champs d'investigations, par exemple au sujet de la place des Cecidomyiidae, ou encore des relations phylogénétiques entre les différentes superfamilles de Bibionomorpha, qui sont loin d'être élucidées (voir discussion *in* HACKMAN & VÄISÄNEN, 1982). C'est bien probablement à la coopération des systématiciens morphologistes et des systématiciens molécularistes, aucun des deux champs n'étant tenu pour subordonné à l'autre, que seront dues les percées futures de la discipline.

PALÉONTOLOGIE

On a déjà beaucoup épilogué sur le rôle des fossiles dans les recherches phylogénétiques, et beaucoup de cladistes semblent d'opinion que les fossiles n'apportent pas grand-chose à l'établissement des relations phylogénétiques entre taxa actuels (voir SCHAEFFER, HECHT & ELDREDGE, 1972 ; NELSON, 1978 ; PATTERSON, 1982 ; JANVIER, 1988). Il n'est pas dans mon propos de me lancer ici dans des réflexions théoriques, mais de donner l'opinion d'un praticien engagé dans un tel programme, sur un groupe où des fossiles existent, bien qu'avec d'énormes lacunes, du Trias supérieur au Miocène.

En l'absence de ces fossiles, je ne crois pas qu'il existe un seul des morphoclines étudiés dont je n'aurais pu résoudre l'orientation par des comparaisons hors-groupe. Ceci est d'ailleurs démontré par l'analyse de caractères inaccessibles sur les formes fossiles, telle celle des structures fines des genitalia. Cependant, la présence de données fossiles permet à tout coup d'orienter l'hypothèse de départ, et de mettre ainsi en évidence quelles seront les structures réfutantes à rechercher dans les formes actuelles, si nombreuses et si variées qu'il est bien long et difficile de les analyser sans cette orientation préliminaire. Ce fut surtout le cas, ici, pour la nervation alaire, puisque les ailes sont bien souvent les seules structures lisibles préservées sur les fossiles les plus anciens. La discussion des pages 426 à 442 de cette monographie montre à l'évidence combien la connaissance des formes fossiles m'a facilité la détermination des tendances évolutives de la nervation des Mycetophiloidea.

S'ils sont étudiés par des chercheurs familiers des formes actuelles du groupe, les fossiles apportent des éléments précieux, tant qu'est évité le piège consistant à considérer automatiquement les états fossiles comme plésiomorphes. On le voit bien avec le genre *Kelneria*, dont les excellents fossiles révèlent trois fortes apomorphies : aire membraneuse occipito-frontale, et chez les mâles, processus tergaux latéraux et gonostyles réduits, ces deux derniers états uniques et exclusifs au sein de la sous-famille. Comme le soulignent ELDREDGE & CRACRAFT (1980), les erreurs en la matière viennent le plus souvent de la confusion entre *chronocline* (évolu-

Source : MNHN, Paris

tion temporelle d'un caractère) et *lignée* d'ancêtres-descendants. Ces mêmes auteurs ajoutent que la paléontologie ne donnera pas, le plus souvent, de résultats aussi fiables que l'analyse hors-groupe, mais que la congruence des données corrobore fortement les hypothèses émises. Les recherches menées sur les Keroplatidae et leurs alliés vont tout à fait dans ce sens.

Sur le plan systématique, les fossiles ont également leur intérêt parce qu'ils fixent aux taxa un âge absolu *minimum*. Ce fait pourrait fournir un critère objectif à la détermination de leur rang dans la hiérarchie linnéenne, comme l'a proposé HENNIG (1954, 1966a). Cette idée ne semble avoir suscité qu'indifférence ou critiques, peut-être en raison de l'échelle proposée. J'ai déjà dit combien je la trouvais intéressante (MATILE, 1981a ; voir aussi BAYLAC & MATILE, 1988). Ce point de vue est intimement lié à la biogéographie historique, qui permet elle aussi des datations, et sera développé plus loin.

GÉOPHYSIQUE ET BIOGÉOGRAPHIE

Les recherches de biogéographie historique représentent le prolongement logique des résultats de la systématique phylogénétique. Là encore, il faut souligner les progrès qui doivent au préalable être accomplis dans la simple connaissance de la chorologie, sans laquelle il est difficile de proposer des hypothèses sur les événements mettant en cause des facteurs abiotiques tels que le rôle de voie de passage de la Behringia, si important dans l'étude des tracés circum-arctiques, ou les fluctuations des zones forestières, auxquelles sont inféodés les Keroplatidae.

En ce qui concerne la congruence des données géophysiques et des répartitions des lignées, on a vu que les tracés transpacifiques ne pouvaient s'expliquer que par le modèle de l'expansion terrestre, ou toute autre explication réduisant Paléotéthys et Éopacifique. HUMPHRIES & PARENTI (1986) assurent qu' « il n'y a pas de théorie unique de rupture continentale, que ce soit la Pacifica, l'expansion terrestre ou la Pangée [103], qui agrée totalement avec ce que les parentés entre taxa nous suggèrent sur les anciennes connexions terrestres ». Je crois pour ma part, en l'état actuel des connaissances sur la phylogénie des Keroplatidae, que celle-ci réfute l'une d'entre elles, celle de la Pangée de la tectonique globale, avec son immense Éopacifique ; celle de la Pacifica n'a pas été retenue en fonction de la grande antiquité présumée du continent primitif, tandis que celle de l'expansion résiste au test kéroplatidien.

HUMPHRIES & PARENTI soulignent également que les groupes pantropicaux s'accordent plutôt avec la Pangée, au contraire des groupes amphitropicaux. Je remarquerai à cet égard que la tectonique globale implique une migration de l'Inde, de l'Antarctique à l'Eurasie. Ce sous-continent joue donc le rôle d'un immense radeau sur lequel auraient pu migrer ces espèces amphitropicales, à condition que des chaînes de montagnes suffisamment élevées leur aient permis d'échapper au climat tropical, pour lequel ils ne sont pas adaptés, en tout cas actuellement. Il en va de même dans le modèle de l'expansion, où il y a cette fois deux voies de relais, l'Inde et le Sud-Est asiatique, avec en plus, au nord de l'Inde, une énorme masse continentale (*Greater India*) ; la Pacifica fournit encore davantage de voies sud-nord, et il me semble par conséquent que les répartitions amphitropicales ne peuvent tester les théories mobilistes actuellement en concurrence.

C'est plus probablement dans la chorologie et la phylogénie des espèces circum-pacifiques que résident les tests biologiques possibles de ces hypothèses, si tant est, comme je l'ai dit plus haut, qu'un des buts de la biogéographie puisse être de tester les hypothèses géologiques. ROSS (1967) souligne qu'au niveau des événements paléogéographiques très anciens, un bon matériel biogéographique doit remplir trois conditions : avoir un âge d'origine suffisamment reculé, posséder des capacités de dispersion sévèrement limitées, et enfin être présent dans les faunes actuelles en nombre suffisant, réparti sur de larges aires. MATILE & GOUJET (1981) ajoutent que ce matériel doit se prêter à des analyses phylogénétiques rigoureuses. Je crois avoir montré au cours de ce travail que les Keroplatidae, et plus généralement les Mycetophiloïdea, répondaient parfaitement à ces quatre critères. Il en va de même de la plupart des Bibionomorpha, et en fait des Diptères non anthropophiles. Le champ d'investigations futures est donc très vaste.

103. Ces auteurs nomment « hypothèse de la Pangée », ou « Pangée », le modèle de la tectonique globale.

Source : MNHN, Paris

Pour le moment, je ne saurais dissimuler la préférence que les Keroplatidae m'imposent pour le modèle de l'expansion terrestre, et plus particulièrement celui de SHIELDS, comme le dernier chapitre de la Partie biogéographique le démontre à l'évidence. Il me semble en tout cas que l'existence de répartitions transpacifiques ne devrait pas échapper à la réflexion des géophysiciens : il y a là une exigeante demande d'explications. En attendant, l'étude de la répartition actuelle des Keroplatidae, tout imparfaites que soient encore nos connaissances, a permis d'assigner à certains groupes d'espèces, à des genres et à des groupes de genres, un âge minimum relativement précis, même s'il demande à être modulé en fonction des hypothèses géophysiques actuellement en concurrence. Je souligne à cette occasion à quel point la biogéographie historique pourrait être utile à l'avenir pour l'étalonnage de l' « horloge moléculaire ».

ANTIQUITÉ DES KEROPLATIDAE

Il peut paraître surprenant de faire remonter à une époque aussi éloignée que le Jurassique moyen l'origine de groupes actuels d'insectes, et de les faire « voyager sur des plaques ». Il faut tout d'abord remarquer que si quelques millions d'années, voire moins, peuvent suffire à assurer la spéciation d'une population isolée, comme le montre le peuplement d'archipels volcaniques récents, on a de bonnes raisons de croire que des espèces d'insectes peuvent persister pendant des dizaines de millions d'années, durée suffisante pour l'ouverture d'un océan, la formation d'une mer épicontinentale ou la surrection d'une chaîne montagneuse.

Nous avons en effet avec la faune de l'ambre de la Baltique la preuve paléontologique que des espèces peuvent se maintenir morphologiquement identiques pendant plus de 40 millions d'années, ce qui correspond, par exemple, au temps qu'a mis l'Atlantique Sud à s'ouvrir définitivement. HENNIG (1966b) cite plusieurs espèces encore actuelles d'insectes de l'ambre balte : une blatte, *Euthyrrhapha pacifica* Coq., un Coléoptère Cicindélide, *Tetracha carolina* L., et un Silphide, *Nemadus colonoides* Kr., ainsi qu'un Hyménoptère Mymaride, *Petiolaria anomala* Blood & Kryg. Il décrit aussi minutieusement un mâle de la « petite mouche domestique », *Fannia scalaris* F. Celui-ci ne diffère des exemplaires actuels de l'espèce que par la présence d'une soie en crochet sur les hanches II, absente chez les spécimens actuels, et la forme légèrement différente de la saillie médiotibiale. Il s'agit de deux caractères liés au sexe mâle ; les genitalia du fossile sont identiques à ceux des mâles actuels. On ne peut évidemment affirmer que nous sommes ici en présence de la même espèce biologique, plutôt que d'une espèce-sœur disparue, ou d'une forme ancestrale que l'anagénèse a légèrement modifiée, mais il est certain que si des exemplaires actuels portant les mêmes caractères que le fossile de l'ambre étaient découverts, ils seraient tenus pour conspécifiques de *Fannia scalaris*. Si des éléments biologiques devaient contredire cette conspécificité, ils seraient quand même tenus pour plus étroitement apparentés à cette espèce qu'à *Fannia coracina* Loew, espèce actuelle la plus proche de *F. scalaris*.

Il n'y a donc rien d'invraisemblable à faire remonter l'espèce ancestrale d'un couple d'espèces de Mycetophiloidea actuel au Paléocène et celle d'un genre au Jurassique, si l'on tient compte du fait que nous analysons ici une structure, et non un processus, et qu'il n'est pas nié que les espèces actuelles ne sont très probablement que les survivantes de lignées autrefois foisonnantes, et donc séparées de leurs ancêtres lointains par plusieurs événements de spéciation dont il ne s'est pas conservé de traces.

On se souviendra également que nous avons des preuves paléontologiques de l'existence des Sciadoceridae (Phoroidea), et même des Diptères les plus évolués, les Calyptères, dès le Crétacé (MCALPINE & MARTIN, 1966 ; MCALPINE, 1970), époque à laquelle vivaient des genres encore actuels, et fort répandus, de Ceratopogonidae : *Culicoides* et *Ceratopogon* (REMM, 1976). Les données paléontologiques et biogéographiques permettent à CRANSTON, EDWARDS & COLLESS (1987) d'assigner un âge d'origine au moins Jurassique supérieur au genre actuel de Chironomidae *Archaeochlus*. La belle analyse de biogéographie comparée entre Oestridae et Mammifères menée par PAPAVERO (1977) a permis d'assigner le même âge à cette famille de Diptères parasites ; les Calyptères, dont font partie les Oestridae, occupant le sommet de l'arbre phylogénétique des Diptères, il est donc quasi certain que toutes les familles d'Orthorrhaphes

Source : MNHN, Paris

étaient déjà individualisées depuis longtemps à cette époque. Ceci m'amène tout naturellement à discuter du rang des taxa dans la hiérarchie linnéenne, rang que HENNIG (1954, 1966a) proposait de fixer en fonction de leur âge.

ÂGE ABSOLU ET HIÉRARCHIE LINNÉENNE

J'ai déjà fait allusion plus haut à ce critère d'âge absolu. Le fondateur de la systématique phylogénétique proposait notamment d'assigner le rang générique aux taxa apparus à partir du Miocène, celui de tribu à ceux datés du Crétacé supérieur à l'Oligocène, et celui de famille à ceux remontant entre le Trias et le Crétacé inférieur. Un coup d'œil au cladogramme daté de la figure 1253 montre quels bouleversements seraient apportés par cette proposition, puisqu'ainsi la plupart des genres de Keroplatidae devraient constituer autant de tribus, et les groupes supragénériques devenir des familles.

Pour éviter de tels bouleversements, en particulier dans la classification des Vertébrés, HENNIG suggérait de se servir d'un certain nombre d'échelles différentes en fonction des groupes zoologiques envisagés. Il semble cependant qu'il ait ici largement sous-estimé l'âge absolu des Diptères actuels, et les conséquences graves que l'application rigoureuse de son système entraîneraient dans la classification de l'ordre, comme dans celle de la plupart des autres Insectes. Il est permis de penser que cette erreur d'appréciation tient au fait que HENNIG était surtout un spécialiste des Muscoidea, Diptères très évolués, plus récents que les Nématocères. C'est peut-être pourquoi il n'a plus fait allusion à sa proposition, et peut-être non plus à l'application de la systématique phylogénétique à la biogéographie. En particulier, on peut se demander s'il n'a pu parvenir à des conclusions satisfaisantes sur les problèmes biogéographiques posés par la Nouvelle-Zélande (HENNIG, 1960) parce que les groupes transantarctiques impliqués dans cette région sont surtout des Nématocères (voir p. 556), au sujet desquels il ne pouvait se référer à son expérience personnelle, mais seulement à une littérature dépourvue de travaux phylogénétiques sérieux.

J'ai déjà préconisé l'application du principe de l'âge absolu de HENNIG en raison de ses potentialités d'objectivité (MATILE, 1981b ; voir aussi BAYLAC & MATILE, 1988). L'un des buts d'une classification étant la stabilité, il me semble que l'échelle proposée ne convient pas en l'occurrence, et qu'il faudrait la modifier en fonction des résultats biogéographiques obtenus d'une part, et de la pratique diptérologique d'autre part. Il serait donc prématuré d'en proposer ici une nouvelle, fondée sur les résultats procurés par une seule famille. Il convient d'attendre pour ce faire que des monographies du même type soient entreprises sur au moins une grande famille de chacun des infra-ordres de Nématocères. En attendant, attribuer le niveau familial à un taxon apparu au moins dès le Jurassique moyen, comme le proposait HENNIG, me paraît tout à fait raisonnable. La question des catégories du groupe-genre est beaucoup plus délicate, et exige un certain consensus de la communauté des diptéristes.

Malgré les nombreuses incertitudes qui demeurent, et qui imposent la poursuite et l'extension des recherches entreprises, la monographie présentée ici montre déjà que l'enchaînement méthodique de la morphologie comparée, de la systématique phylogénétique et de la biogéographie historique permet d'aboutir à des enseignements fructueux sur l'évolution d'une famille d'Insectes apparue au plus tard au Jurassique moyen, il y a 160 millions d'années, et qui comprend encore des représentants nombreux et divers sur tous les continents. J'ai ainsi pu proposer pour les Keroplatidae une première épure de la synthèse idéale de Léon CROIZAT, qui marie la forme, l'espace et le temps. Parvenir à un tableau plus élaboré demandera encore bien des recherches morphologiques, systématiques, phylogénétiques et biogéographiques, comme l'indiquent les lacunes que je me suis fait un devoir de souligner dans cette monographie.

Source : MNHN, Paris

REMERCIEMENTS

C'est à Eugène Séguy, puis à Alfred Balachowsky et à Jacques Carayon, Directeurs successifs du Laboratoire d'Entomologie du Muséum, que je dois d'avoir pu présenter ma thèse, première version de cette monographie. Je ne saurai assez dire à quel point leur aide, leurs encouragements, et la confiance qu'ils m'ont témoignée, m'ont été précieux, et la reconnaissance que je leur dois. Je remercie vivement Madame J. Raccaud-Schoeller de m'avoir fait l'honneur d'en présider le jury, ainsi que MM. le Recteur R. Paulian, J. Carayon, J. Auber, Ph. Dreux, Cl. Dupuis et Ph. Janvier, qui ont bien voulu accepter d'en faire partie. Je suis particulièrement reconnaissant à MM. Dupuis et Janvier, Rapporteurs, ainsi qu'aux lecteurs qui en ont revu la version définitive, des améliorations qu'ils m'ont permis d'apporter à mon travail ; je n'ai pas toujours suivi leurs suggestions, et j'en porte bien entendu seul la responsabilité.

Je remercie mon épouse, Danièle Matile-Ferrero, de toute l'aide matérielle, morale et scientifique qu'elle m'a apportée pendant la conception et la réalisation de cette monographie. Je doute fort, en effet, qu'elle eût jamais vu le jour sans elle. Qu'elle trouve ici l'expression de mon affectueuse reconnaissance.

Gilbert Hodebert a assuré en grande partie l'illustration de ce mémoire, avec le talent qui fait de lui un dessinateur d'entomologie de niveau international. Marcelle Lacaisse a assuré avec beaucoup de compétence la préparation, longue et délicate, de la plupart des Keroplatidae mentionnés ici. Aïcha Bouchelaala a entré en machine la majorité du texte, et notamment l'ingrate Partie systématique. Jacques Boudinot a tiré le meilleur parti, au MEB, d'un matériel difficile, tandis que Madeleine Franey et Danièle Dousseau ont réalisé le tirage des planches photographiques. Pendant de nombreuses années, l'aide de Dany Bonora m'a été précieuse dans mes recherches bibliographiques. À eux tous, mes remerciements sincères pour leur conscience professionnelle.

J'ai cité dans le chapitre « matériel et méthodes » (p. 25) les nombreux collègues qui ont récolté des Myectophiloidea à l'intention des collections nationales. Les quelques missions que j'ai pu entreprendre outre-mer, parfois dans des conditions difficiles, m'ont bien montré à quel point je leur dois de la reconnaissance pour avoir entrepris ce travail de terrain supplémentaire.

Cette monographie n'aurait pu être réalisée sans le secours d'une véritable Internationale de Diptéristes, et de conservateurs, responsables de collections de toute importance. Ces collègues, auxquels je suis redevable de communications de types de Keroplatidae, de prêt de matériel de cette famille, déterminé ou indéterminé, de documentation ou renseignements divers, ont été si nombreux depuis vingt ans que je crains fort d'en oublier quelques-uns, que je prie à l'avance de me pardonner.

Je voudrais mentionner tout d'abord Raymond Gagné (U.S. Museum of Natural History, Washington), Nelson Papavero (Museo de Zoologia, São Paulo) et Richard Vockeroth (Canadian National Collection, Ottawa), qui m'ont confié l'intégralité du matériel de Keroplatidae à leur disposition.

Je remercie pour leur aide précieuse à l'un ou l'autre titre MM. H. Andersson (Zoological Institute, Lund), A. P. Ariani (Istituto i Museo di Zoologia, Naples), P.-H. Arnaud Jr (Californian Academy of Sciences, San Francisco), R. A. Beaver (University of Zambia, Lusaka), P. Brinck (Université de Lund), B. Cantrell (Indooropilly), P. Chandler (Weston Research Laboratories Ltd, Maidenhead), D. H. Colless (CSIRO, Canberra), Mme R. Contreras-Lichtenberg (Naturhistorisches Museum, Vienne), MM. P. Cranston (British Museum, Nat. Hist., Londres), L. Davies (University of Durham), J. Decelle (Musée Royal du Congo Belge, Tervuren), V. Decu (Institut de Spéologie « E. Racovitza », Bucarest), M. Dorn (Martin-Luther-Universität, Halle), G. Dremoulin (Institut Royal des Sciences naturelles, Bruxelles), Ph. Dreux (École Normale Supérieure, Paris), C. Dunn (Academy of Natural Sciences, Philadelphia), P. Duret (Buenos-Aires), N. Eldredge (American Museum of Natural History, New York), N. Evenhuis (Bishop Museum, Honolulu), P. Freeman (British Museum, Nat. Hist., Londres), A. Freidberg (Tel Aviv University), Mme L. F. B. Green (Department of Zoology, Oxford University), MM. R. E. Griffiths (The Academy of Natural Sciences, Philadelphia), R. A. Harrison (Lincoln College, Canterbury, Nouvelle-Zélande), A. M. Hutson (British Museum, Nat. Hist., Londres), A. Kirkspriggs (National Museum of Wales, Cardiff), F. Kühlhorn (Zoologisches Sammlung des Bayerischen Staates, Munich), P. Laštovka (VÚPP ČAZ, Prague), Th. van Leeuwen (Zoologisch Museum, Amsterdam), Mme Br. May (Department of Scientific and Industrial Research, Plant Diseases Division, Auckland), MM. F. Mihályi (Musée Hongrois d'Histoire Natu-Budapest), W. Mikolajczyk (Institut Zoologique, Varsovie), G. Morge (Deutsches entomologisches Institut, Eberswalde), P. I. Persson (Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm), H. Plachter (Garching, RDA), R. Reiss (Zoologische Staatssammlung, Munich), Mme A. Richards (University of New South Wales), MM. S. Ritzkowski (Geologisch-Paläontologisches Institut, Göttingen), L. Santini (Istituto di Difesa delle Piante, Viterbo), H. Sasakawa (Kyoto Prefectural University), W. Schacht (Zoologische Staatsammlung, Munich), Th. Schlüter (Institut fur Paläontologie, Freie Universitat Berlin), H. Schuman (Zoologisches Museum, Berlin), W. A. Steffan (Bishop Museum, Honolulu), B. Stuckenberg (Natal Museum, Pietermaritzburg), S. Takagi (Entomological Institute, Hokkaido University, Sapporo), A. Teran (Fondación Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán), W. B. Townsend (British Museum, Nat. Hist., Londres), P. Vanschuytbroeck (Institut Royal des Sciences naturelles, Bruxelles) et M. Zunino (Museo ed Istituto di Zoologia Sistematica, Turin).

Bien que la plupart des figures de cette monographie soient originales, un certain nombre ont été reprises de mes propres publications antérieures, ou empruntées à des collègues étrangers. Je suis très reconnaissant des autorisations de reproduction aimablement données par *Cambridge University Press, Elsevier Science Publishers* et *John Wiley & Sons*, ainsi que par les Éditeurs des périodiques suivants : *Annales*

Source : MNHN, Paris

Entomologici Fennici, Annales de la Société entomologique de France, Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire, Bulletin de la Société entomologique de France, Canadian Entomologist, Eclogae Geologiae Helvetiae, Journal of the Australian entomological Society, Kontyû, Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, Revue française d'Entomologie, Scientific Reports of the Kyoto Prefectoral University of Agriculture, Revista de la Sociedad Entomologica Argentina.

Je remercie également mes collègues phylogénéticiens du Muséum, du CNRS et de l'Université, zoologistes et paléontologistes, qui m'ont généreusement fourni informations et documentation, et particulièrement Jean-Philippe BALOUET, Daniel GOUJET, Jean-Pierre HUGOT, Philippe JANVIER, Hervé LELÈVRE, Pascal TASSY et Simon TILLIER.

Enfin, c'est pour moi un agréable devoir de remercier ici tout le personnel du Laboratoire d'Entomologie du Muséum. Depuis plus d'un quart de siècle que j'y travaille, je ne crois pas qu'il se trouve un seul chercheur ou un seul technicien à qui je ne sois redevable d'une idée, d'une suggestion, d'une discussion stimulante, d'une technique ou d'une « astuce », qui ne se retrouve aujourd'hui dans le travail présenté.

Source : MNHN, Paris

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABUL-NASR, S. E., 1950. — Structure and development of the reproductive system of some species of Nematocera (order Diptera : suborder Nematocera). *Phil. Trans. R. Soc.*, Ser. B, n° 614, Vol. 234 : 339-396.

ADAMS, C. G., 1981. — An outline of Tertiary palaeogeography : 221-235. *In* Cocks, L. R. M., *ed., The Evolving Earth.* London, British Museum (Natural History) & Cambridge University Press, vii + 264 pp.

ANDERSSON, H., 1977. — Taxonomic and phylogenetic studies on Chloropidae (Diptera) with special reference to Old World genera. *Entomologica Scand.*, suppl. **8** : 1-200.

ARMBRUSTER, L., 1938. — Versteinerte Honigbienen aus der obermiocänen Randecker Maar. 3. Die einzelnen Hauffapis-Funde. *Archiv. Bienenk.*, 19 (3-4) : 97-333.

AUDLEY-CHARLES, M. G., 1978. — The Indonesian and Philippine archipelagos : 165-207. *In* : Moullade, M. & Nairn, A. E. M. (*ed.*), *The Phanerozoic Geology of the World II. The Mesozoic. A*, Elsevier Scientific Publishing C°, Amsterdam, Oxford, New York, viii + 529 pp.

AUDOUIN, J. V., 1824. — Recherches anatomiques sur le thorax des animaux articulés et celui des insectes hexapodes en particulier. *Annls Sci. nat.*, **1** : 97-135, 416-432.

BACETTI, B., CROVETTI, A. & SANTINI, L., 1987. — Light-producing organs in *Keroplatus tipuloides* Bosc and *K. reaumuri pentophthalmus* Giglio-Tos (Diptera : Mycetophiloidea). *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.*, **16** (2) : 169-176.

BALFOUR-BROWNE, F., 1932. — *A textbook of practical entomology*, London, Arnold & C°, viii + 191 pp.

BALL, I. R., 1975. — Nature and Formulation of Biogeographical Hypotheses. *Syst. Zool.*, **24** (4) : 407-430.

BALOUET, J. Ch., 1985. — Paléontologie des Vertébrés terrestres de Nouvelle-Calédonie et paléobiogéographie du Pacifique sud-ouest. Thèse de Troisième Cycle, Université Paris VI, [5] + 77 + 7 pp. [document ronéot. non publié].

BARRON, E. J., 1987a. — Cretaceous plate tectonics reconstructions. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, **59** (1-3) : 3-29.

BARRON, E. J., 1987b. — Global Cretaceous palaeogeography — International Geologic Correlation Program Project 191. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Paleoecol.*, **59** (1-3) : 207-214.

BARRON, E. J., HARRISON, C. G. A., SLOAN II, J. L. & HAY, W. W., 1981. — Palaeogeography, 180 million years to the present. *Eclogae Geol. Helv.*, **74** (2) : 443-470.

BASSOT, J. M., 1978. — Les corps noirs, cellules géantes du Diptère mycétophilide lumineux *Platyura fultoni* et leur sécrétion mitochondriale. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **286** (27 février 1978) : 623-626, 4 pl.

BAYLAC, M., 1982. — Contribution à l'étude biosystématique du genre *Lestodiplosis* Kieffer. Thèse de Troisième Cycle, Université Paris VI, [vii] + 83 + 12 pp. [document ronéot. non publié].

BAYLAC, M. & MATILE, L., 1988. — Diptères Anisopodoidea Mycetobiidae de Nouvelle-Calédonie. *In* Tillier, S. (*ed.*), Zoologia Neocaledonica, vol. 1. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.* (A), **142** : 83-87.

BEAVER, R. A., 1979. — Biological studies on the fauna of Pitcher plants (*Nepenthes*) in West Malaysia. *Annls Soc. ent. Fr.*, N. S., **15** (1) : 3-17.

BECHER, E., 1882. — Zur Kenntnis der Mundtheile der Dipteren. *Denskr. Akad. Wiss. Wien*, **45** : 123-162.

BERNARDI, N., 1973. — The genera of the family Nemestrinidae (Diptera : Brachycera). *Archos Zool. S. Paulo*, **24** (4) : 211-318.

BEZZI, M., 1916. — Riduzione e scomparsa delle ali negli insetti ditteri. *Natura, Milano*, **7** : 85-182.

BITSCH, J., 1979. — Morphologie abdominale des Insectes : 291-578. *In* Grassé, P.-P. (*ed.*), *Traité de Zoologie. Anatomie, systèmatique, biologie.* Paris, Masson, 8 (2), 600 pp.

BLANCHARD, E., 1850. — De la composition de la bouche dans les Insectes de l'ordre des Diptères, *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **31** : 424-427.

BLIECK, A., BATTAIL, B. & GRAUVOGEL-STAMM, L., 1988. — Tétrapodes, Plantes et Pangée : Relance du débat sur les relations paléogéographiques Laurasie-Gondwanie. *Annls Soc. géol. Nord*, **107** : 45-56.

BONHAG, P. F., 1949. — The thoracic mechanism of the adult horsefly (Diptera : Tabanidae), *Mem. Cornell Univ. agric. Ext. Stn*, **285** : I-39.

BONHAG, P. F., 1951. — The skeleto-muscular mechanism of the head and abdomen of the adult horsefly. *Trans. Am. ent. Soc.*, **77** : 131-202.

BOSC, L. A. G., 1792. — *Keroplatus. Act. Soc. Hist. nat., Paris*, **1** : 42-43.

BOSC, L. A. G., 1803. — « Céroplate charbonné, *Ceroplatus carbonarius* [...] » : 543-544. *In Société de Naturalistes et d'Agriculteurs. Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, appliqué aux arts, principalement à l'agriculture et à l'économie rurale et domestique*, 4.

BOUDREAUX, H. B., 1979. — *Arthropod Phylogeny, with special references to Insects.* New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Wiley & Sons, viii + 320 pp.

BRAQUE, R., 1987. — Biogéographie des continents. Paris, Masson, x + 470 pp.

BRAUER, F., 1883. — Die Zweiflügeliger des Kaiserliche Museums zu Wien, III. *Denschr. Akad. Wiss. Wien*, **47** : 1-100.

BRAUNS, A., 1938. — Morphologische und physiologische Untersuchungen zum Halterenproblem unter besonderer Berücksichtigung brachypterer Arten. *Zool. Jb.*, **59** : 245-390.

BRAUNS, A., 1954a. — *Terricole Dipterenlarven. Eine Einführung in die Kenntnis und Ökologie der häufigsten bodenlebenden Zweiflügerlarven der Waldbiozönose auf systematischer Grundlage.* Göttingen, Frankfurt, Berlin, «Musterschmidt » Wissenschaftlicher Verlag, 179 pp.

Source : MNHN, Paris

BRAUNS, A., 1954b. — *Puppen terricoler Dipterenlarven. Eine Einführung in die Kenntnis der Ruhestadien bodenlebenden Zweiflügerlarven der Waldbiozönose auf systematischer Grundlage*. Göttingen, Frankfurt, Berlin, «Musterschmidt» Wissenschaftlicher Verlag, 156 pp.

BRODIE, P. B., 1845. — *A History of the Fossil Insects in the Secondary Rocks of England, accompanied by a particular account of the strata in which they occur, and of the circumstances connected with their preservation*. London, Van Voorst, ix + 130 pp.

BRUNDIN, L., 1965. — On the real nature of transantarctic relationships, *Evolution*, Lancaster, Pa, **19** (4) : 496-505.

BRUNDIN, L., 1966. — Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by Chironomid midges, with a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteninae and the austral Heptagyiae. *K. svenska Vetensk-Akad. Handl.*, s. 4, **11** (1) : 1-472, 30 pl. b. t.

BRUNDIN, L. Z., 1981. — Croizat's Panbiogeography versus Phylogenetic Biogeography : 94-138. *In* Nelson, G. & Rosen, D. E. (*ed.*), *Vicariance Biogeography. A Critique*, New York, Columbia University Press, xvi + 593 pp.

BRUNETTI, E., 1912. — Nematocera (excluding Chironomidae and Culicidae). *Fauna Br. India* (Diptera), [1] : 1-581.

BRUNETTI, E., 1920. — Catalogue of Oriental and South Asiatic Nematocera. *Rec. Indian Mus.*, **17** : 1-300.

BRUNHES, J. & DUFOUR, Ch., 1984. — Les différentes étapes de la perte de l'aptitude au vol chez les Tipulidés et les Limonidés (Diptera, Nematocera) vivant sous climat froid. *Bull. Écol.*, **15** (3) : 183-198.

BUCK, J., 1978. — Function and evolution of bioluminescence : 419-460. *In* Herring, P. J., ed., *Bioluminescence in Action*. New York, London, San Francisco, Academic Press, xxvi + 570 pp.

BUFFETAUT, E., 1981. — Éléments pour une histoire paléobiogéographique du Sud-est asiatique : l'apport des Vertébrés fossiles continentaux. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **23** (6) : 587-593.

BUFFETAUT, E., 1984. — The palaeobiogeographical significance of the Mesozoic continental vertebrates from South-East Asia. *Mém. Soc. géol. Fr.*, N. S., **147** : 37-42.

BURTON, C. K., 1970. — The palacotectonic status of the Malay peninsula. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, **7** (1) : 51-60.

BUSTON, H. W., 1933. — Note on the Chemical Nature of the Fluid from the Webs of Larvae of *Platyura* and *Ceroplatus* : 90-92. *In* Mansbridge, G. H. — On the biology of some Ceroplatinae and Macrocerinae (Diptera, Mycetophilidae) with an appendix on the chemical nature of the web fluid in larvae of Ceroplatinae by H. W. Buston. *Trans. ent. Soc. Land.*, **81** (1) : 75-92.

BYERS, G. W., 1961. — The Crane Fly Genus *Dolichopeza* in North America. *Kans. Univ. Sci. Bull.*, **42** : 665-924.

BYERS, G. W., 1969. — Evolution of wing reduction in crane flies (Diptera, Tipulidae). *Evolution*, Lancaster, Pa., **23** : 346-354.

BYERS, G. W., 1989. — Homologies in wing venation of primitive Diptera and Mecoptera. *Proc. ent. Soc. Wash.*, **91** (4) : 497-501.

CANDOLLE, A. P. DE, 1820. — « Géographie botanique », *in* Dictionnaire des Sciences Naturelles, 18 : 359-422. Strasbourg et Paris, F. G. Levrault.

CARAVON, J., 1969. — Emploi du noir chlorazol en anatomie microscopique des Insectes. *Annls Soc. ent. Fr.*, N. S., **5** (1) : 179-193.

CAREY, W. S., 1975. — The expanding Earth : an essay review. *Earth Sci. Rev.*, **11** (2) : 105-143.

CAREY, W. S., 1976. — *The expanding Earth*. Development in geotectonics, 10. Amsterdam, Elsevier, 488 pp.

CAREY, W. S. (*ed.*), 1983. — *The Expanding Earth : A Symposium*. Hobart, University of Tasmania, ix + 423 pp.

CASSAGNEAU, P., 1983. — Un nouveau modèle phylogénétique chez les Collemboles Neanurinae. *Nouv. Rev. Ent.*, **13** (1) : 3-27.

CHABRIER, J., 1822. — Essai sur le vol des insectes. *Mém. Mus. Hist. nat. Paris*, **8** : 47-99.

CHANDLER, P. J., 1978a. — Notes on the Holarctic Species of *Pseudexechia* Tuomikoski (Diptera : Mycetophilidae), with the Description of a New British Species. *Entomologist's Rec. J. Var.*, **90** : 44-51.

CHANDLER, P. J., 1978b. — Association with Plants. Fungi : 199-211. *In* Stubbs, A. & Chandler, P., *ed., A Dipterist's Handbook. Amat. Ent.*, **15** : i-ix + 1-255.

CHANDLER, P. J. [1979]. — The European and eastern Nearctic fungus-gnats in the genus *Ectrepesthoneura* (Mycetophilidae). *Syst. Ent.*, **5**, 1980 (1979) : 27-41.

CHANDLER, P. J., 1981. — The European and North American species of *Epicypta* Winnertz (Diptera : Mycetophilidae). *Entomologia Scand.*, **12** : 199-212.

CHEETHAM, C. A., 1920. — *Polylepta leptogaster* in Yorks, a cave-dwelling Dipterous larva. *Naturalist*, Hull, **1920** : 189.

COCKERELL, T. D. A., 1917. — Insects in Burmese Amber. *Ann. ent. Soc. Am.*, **10** : 323-329.

COHER, E. I., 1963. — Asian *Macrocera* Meigen, 1803 (Diptera, Mycetophilidae), with some remarks on the status of the genus and related genera. *Bull. Brooklyn ent. Soc.*, **58** : 23-36.

COHER, E. I., 1988. — Further studies of Asian Macrocerinae (Diptera : Mycetophilidae), with the description of a new Chiasmoneurine genus, *Laneocera*. *J. New York Ent. Soc.*, **96** (1) : 82-90.

COLBERT, E. H., 1982. — The distribution of *Lystrosaurus* in Pangaea and its implications : 375-383. *In* Buffetaut, E., Janvier, Ph., Rage, J. C. & Tassy, P. (*ed.*), Phylogénie et Paléobiogéographie. Livre jubilaire en l'honneur de Robert Hoffstetter. *Géobios*, mém. sp. 6 : 1-492.

COLEMAN, P. J., 1980. — Plate tectonics background to biogeographic development in the Southwest Pacific over the last 100 million years ; *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Paleoecol.*, **31** : 105-121.

COLLESS, D. H., 1966. — Diptera : Mycetophilidae. *Insects Micronesia*, **1-2** : 637-667.

COLLESS, D. H., 1970a. — The Mycetophilidae (Diptera) of Australia, part 1. Introduction, key to subfamilies, and review of Ditomyiinae. *J. Aust. ent. Soc.*, **9** : 83-99.

COLLESS, D. H., 1970b. — A new species of *Macrocera* from the Crozet Islands (Diptera : Mycetophilidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (B), **39** (1-2) : 27-28.

COLLESS, D. H. & LIEPA, Z., 1973. — Family Mycetophilidae (Fungivoridae) : 444-463. *In* Delfinado, M. D. & Hardy, D. E., *ed., A Catalog of the Diptera of the Oriental Region*, 1, Honolulu, University Press of Hawaii, 618 pp.

COLLESS, D. H. & MCALPINE, D. K., 1970. — Diptera (flies) : 656-740. *In* CSIRO, *spons., The Insects of Australia. A Textbook for Students and Research Workers*. Melbourne University Press, xiii + 1029 pp.

COMSTOCK, J. H., 1918. — *The wings of Insects*. Ithaca, New York, 430 pp.

Source : MNHN, Paris

COOK, O. F., 1913. — Webspinning fly-larvae in Guatemalan caves. *J. Wash. Acad. Sci.*, **3** : 190-193.

COQUILLETT, D. W., 1900. — Two New Genera of Diptera. *Ent. News*, **11** : 429-430.

COQUILLETT, D. W., 1910. — The type-species of the North-American genera of Diptera. *Proc. U.S. natn. Mus.*, **37** : 499-647.

CRACRAFT, J., 1973. — Continental drift, paleoclimatology, and the evolution and biogeography of birds. *J. Zool., Lond.*, **169** : 455-545.

CRACRAFT, J., 1975a. — Historical biogeography and earth history : perspectives for a future synthesis. *Ann. Mo. bot. Gdn*, **62** : 227-250.

CRACRAFT, J., 1975b. — Mesozoic dispersal of terrestrial faunas around the southern end of the world. *Mém. Mus. natn. Hist. Nat. Paris*, N. S., sér. A, Zool., **8** : 29-52.

CRACRAFT, J., 1980. — Biogeographic patterns of terrestrial vertebrates in the Southwest Pacific. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, **31** : 353-359.

CRAMPTON, G. C., 1909. — A contribution to the comparative morphology of the thoracic sclerites of Insects. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, **61** (1) : 3-54.

CRAMPTON, G. C., 1925. — A phylogenetic study of the thoracic sclerites of the non-tipuloid Nematocerous Diptera. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **18** : 49-69.

CRAMPTON, G. C., 1931. — A phylogenetic study of the posterior metathoracic and basal abdominal structures of insects, etc. *Jl N. Y. ent. Soc.*, **39** : 83-98.

CRAMPTON, G. C., 1942. — The External Morphology of the Diptera : 10-165. *In* Guide to the insects of Connecticut. First fascicle. External Morphology ; Keys to Families ; Tanyderidae, Ptychopteridae, Trichoceridae, Anisopodidae, Tipulidae. *Bull. Conn. St. geol. nat. Hist. Surv.*, **64** : 1-509.

CRANSTON, P. S., EDWARDS, D. H. D. & COLLESS, D. H., 1987. — *Archaeochlus* Brundin : a midge out of time. *Syst. Ent.*, **12** : 313-334.

CRAW, R. C., 1979. — Generalized tracks and dispersal in biogeography ; a response to R. M. Mc Dowal. *Syst. Zool.*, **28** (1) : 99-107.

CRAW, R. C., 1982. — Phylogenetics, Areas, Geology and the Biogeography of Croizat : A Radical View. *Syst. Zool.*, **31** (3) : 304-316.

CROIZAT, 1958. — *Panbiogeography, or An Introductory Synthesis of Zoogeography, Phylogeography and Geology : with notes on evolution, systematics, ecology, anthropology, etc. Vol. I : The New World*, xxxi + 1018 pp. *Vol. IIa : The Old World*, pp. 1-771. *Vol. IIb : The Old World (Continuation ; Chapter XIV to General Addenda and Indices)*, pp. 772-1731. Caracas, publié par l'auteur.

CROIZAT, L. [1964]. — *Space, Time, Form : the biological Synthesis.* Caracas, publié par l'auteur, 1962 (1964), xix + 881 pp.

CROIZAT, L., 1982. — Vicariance/Vicariism, Panbiogeography, "Vicariance Biogeography", etc. : A Clarification. *Syst. Zool.*, **31** (3) : 291-304.

CROIZAT, L., NELSON, G. J. & ROSEN, D. E., 1974. — Centers of Origin and Related Concepts. *Syst. Zool.*, **23** (2) : 265-287.

[CSIRO] (*spons.*), 1970. — *The Insects of Australia. A Textbook for Students and Research Workers.* Melbourne University Press, xiii + 1029 pp.

CURRAN, C. H., 1928. — Insects of Porto Rico and the Virgin Islands. Diptera or two-winged flies. Pt. 1 : 1-118. *In New York Academy of Sciences, Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands*, 11.

CURTIS, J., 1837. — *British Entomology : being illustrations and descriptions of the genera of insects found in Great Britain and Ireland : containing coloured figures from nature of the most rare and beautiful species, and in many instances of the plants upon which they are found*, **14**. London, [3 pp.], pl. 626-673.

DALZIEL, I. W. D. & ELLIOT, D. H., 1971. — Evolution of the Scotia Arc. *Nature, Lond.*, **233** (5317) : 246-251.

DARLINGTON, P. J., 1957. — *Zoogeography : The Geographical Distribution of Animals.* New York, Wiley & Sons, 675 pp.

DARLINGTON, P. J., 1965. — *Biogeography of the southern end of the world. Distribution and history of far-southern life and land, with an assessment of continental drift.* Cambridge, Mass., Harvard University Press, 236 pp.

DARLINGTON, P. J., 1970. — A practical criticism of Hennig-Brundin "Phylogenetic Systematics" and Antarctic biogeography. *Syst. Zool.*, **19** : 1-18.

DAWSON, M., WEST, R., LANGSTON, W. Jr. & HUTCHINSON, J., 1976. — Paleogene terrestrial vertebrates : northernmost occurence, Ellesmere Island, Canada. *Science*, **192** : 781-782.

DEGEER, C., 1776. — *Mémoires pour servir à l'histoire des insectes*, 6. Stockholm, viii + 523 pp.

DE MEIJERE, J. C. H., 1913. — Studien über südostasiatische Dipteren, VII. *Tijdschr. Ent.*, **56** : 317-354.

DENIS, J. R. & BITSCH, J., 1973. — Morphologie de la tête des Insectes : 1-193. *In* Grassé, P. P., *Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie. Tête, aile, vol*, Paris, Masson, 8 (1), 799 pp.

DE SOUZA AMORIM, D., 1982a. — *Sistematica filogenética dos Scatopsidae (Diptera : Oligoneura : Bibionomorpha).* Thèse, Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (3) + i + 173 pp., 76 pl. [document ronéot. non publié].

DE SOUZA AMORIM, D., 1982b. — Classificaçao por sequenciaçao : Uma proposta para a denominaçao dos ramos retardados. *Revta bras. Zool.*, **1** (1) : 1-9.

DIETZ, R. S. & HOLDEN, J. C., 1970. — Reconstruction of Pangea : Breakup and dispersion of continents, Permian to present. *J. geophys. Res.*, **75** (26) : 4939-4956.

DONN, W. L., 1982. — The enigma of high-latitude paleoclimate. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Paleoecol.*, **40** : 199-212.

DONNELLY, T. W., 1988. — 2. Geologic Constraints on Caribbean Biogeography : 15-37. *In* Liebherr, J. K. (*ed.*), *Zoogeography of Caribbean Insects*, Ithaca & London, Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, ix + 285 pp.

DOUGLAS, J. G. & WILLIAMS, G. E., 1982. — Southern polar forests ; the early cretaceous floras of Victoria and their palaeoclimatic significance. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Paleoecol.*, **39** : 171-185.

DOWNES, J. A., 1968. — Notes on the organs of processes of sperm-transfer in the lower Diptera. *Can. Ent.*, **100** : 608-617.

DUBOIS, A., 1981. — Quelques réflexions sur la notion de genre en zoologie. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **106** : 503-513.

DUBOIS, A., 1985. — Le genre en zoologie : essai de systématique théorique. Thèse de Doctorat d'État. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, xiv + 167 pp.

Source : MNHN, Paris

DUBOIS, A. 1988. — Le genre en zoologie : essai de systématique théorique. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.* (A), **139** : 1-130.

DUFOUR, L., 1839a. — Révision et monographie du genre *Ceroplatus*. *Annls Sci. nat.*, sér. 2, **11** : 193-213 (sep. : 31-51), pl. 5.

DUFOUR, L., 1839b. — Mémoire sur les métamorphoses de plusieurs larves fongivores de Diptères. *Annls Sci. nat.*, sér. 2, **12** : 5-60.

DUFOUR, L., 1851. — Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères, accompagnées de considérations relatives à l'histoire naturelle de ces Insectes. *Mém. prés. div. Sav. Acad. Sci. Inst. Fr.*, **11** : 171-360.

DUPUIS, Cl., 1979. — Permanence et actualité de la Systématique : La « Systématique phylogénétique » de W. Hennig (Historique, discussion, choix de références). *Cah. Nat.*, **34** (1), 1978 (1979) : 1-69.

DURET, J. P., 1974. — Notas sobre el género *Platyroptilon* Westwood, 1849 (Diptera : Mycetophilidae). *Revta Soc. ent. argent.*, **34** (3-4) : 289-297.

DURET, J. P., 1979. — Nuevas observaciones sobre el género *Platyroptilon* Westwood, 1849 (Diptera, Mycetophilidae). *Revta Soc. ent. argent.*, **38** (1-4) : 67-78.

DURHAM, J. W., 1963. — Palaeogeographic Conclusions in Light of Biological Data : 355-365. *In* Gressitt, J. L. (*ed.*), *Pacific Basin Biogeography. A Symposium*, Honolulu, Bishop Museum Press, ix + 563 pp.

DZIEDZICKI, H., 1884. — Przyczynek do fauny owadów dwuskrzydłych. Gatunki rodzajów : *Mycothera, Mycetophila, Staegeria. Pam. fizyogr.*, **4** : 298-324, pl. V-IX.

DZIEDZICKI, H., 1885. — Przyczynek do fauny owadów dwuskrzydłych. Rodzaje nowe : *Hertwigia*, nov. gen., *Eurycera*, nov. gen. i gatunki rodzajów : *Boletina, Sciophila. Pam. fizyogr.*, **5** : 164-194, pl. IV-IX.

EBERHARD, W. G., 1970. — The natural history of the fungus gnats *Leptomorphus bifasciatus* (Say) and *L. subcaeruleus* (Coquillett) (Diptera : Mycetophilidae). *Psyche*, Camb., **77** (3) : 361-383.

EDWARDS, F. W., 1912. — *Lygistorrhina urichi*, a new Mycetophilid from Trinidad. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (8), **10** : 203-204.

EDWARDS, F. W., 1913. — Notes on British Mycetophilidae. *Trans. ent. Soc. Lond.*, **1913** (2) : 334-380, pl. 12-18.

EDWARDS, F. W., 1916. — On the systematic position of the genus *Mycetobia* Mg. (Diptera, Nematocera). *Ann. Mag. nat. Hist.* (9), **14** : 108-116.

EDWARDS, F. W., 1924a. — A note on the " New Zealand glow-worm " (Diptera : Mycetophilidae). *Ann. Mag. nat. Hist.* (9), **14** : 175-179.

EDWARDS, F. W., 1924b. — Some mosquitoes from Ovamboland, S.W. Africa, and from the Cape Province. *Ann. S. Afr. Mus.*, **19** : 159-163.

EDWARDS, F. W., 1925. — British Fungus-Gnats (Diptera, Mycetophilidae), with a revised Generic Classification of the Family. *Trans. ent. Soc. London*, **1924** (1925) : 505-670, pl. 49-61.

EDWARDS, F. W., 1926. — The Phylogeny of Nematocerous Diptera : a critical review of some recent suggestions. *III. Internationaler Entomologen-Kongress Zurich, Juli 1925, Band II, Vorträge*, Zurich, **2** : 111-130.

EDWARDS, F. W., 1929a. — A new species of *Chiasmoneura* (Diptera, Mycetophilidae). *Ann. Mag. nat. Hist.* (10), **3** : 95-96.

EDWARDS, F. W., 1929b. — Philippine Nematocerous Diptera III. *Not. Ent.*, **9** : 70-81.

EDWARDS, F. W., 1929c. — Notes on the Ceroplatinae, with descriptions of new Australian species (Diptera, Mycetophilidae). *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, **54** : 162-175.

EDWARDS, F. W., 1931. — Fauna Sumatrensis. (Bijdrajc Nr. 69). Mycetophilidae. *Tijdschr. Ent.*, **74** : 279-280.

EDWARDS, F. W., 1934a. — New neotropical Mycetophilidae (III) (Diptera). *Revta Ent., Rio de J.*, **4** (3) : 354-372.

EDWARDS, F. W., 1934b. — The New Zealand glow-worm. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, **1933-1934** : 3-10.

EDWARDS, F. W., 1940. — New Neotropical Mycetophilidae (IV) (Diptera). *Revta Ent., Rio de J.*, **11** (1-2) : 440-465.

EDWARDS, F. W., 1941a. — Notes on British fungus-gnats (Diptera, Mycetophilidae). *Entomologist's mon. Mag.*, **77** : 21-32, 67-82.

EDWARDS, F. W., 1941b. — Mycetophilidae (Diptera) collected by the expedition to Matto Grosso of the Brazilian Zoological Club, in July 1939. *Revta Ent., Rio de J.*, **12** (1-2) : 303-314, pl. 15.

EDWARDS, F. W. & KEILIN, D., 1928. — Diptera. Fam. Protorhyphidae, Anisopodidae, Pachyneuridae, Trichoceridae. *Genera Insect.*, **190** : 1-41.

ELDREDGE, N. & CRACRAFT, J., 1980. — *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*. New York, Columbia University Press, 349 pp.

ENDERLEIN, G., 1910. — Neue Gattungen und Arten aussereuropäischen Fliegen. *Stettin ent. Ztg.*, **72**, 1911 (1910) : 135-209.

ENDERLEIN, G., 1911. — Die Phyletischen Beziehungen der Lycoriiden (Sciariden) zu den Fungivoriden (Mycetophiliden) und Itonididen (Cecidomyiiden) und ihre systematische Gliederung. *Arch. Naturgesch.*, 77, **Bd. I, Suppl. H. 3** : 116-201.

ENSLIN, E., 1906. — Die Lebenweise des Larve von *Macrocera fasciata*. *Mg. Z. wiss. Insekt Biol.*, **2** : 251-253.

ESTES, R. & HUTCHINSON, J. H., 1980. — Eocene lower vertebrates from Ellesmere Island, Canadian Arctic Archipelago. — *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Paleoecol.*, **30** : 325-347.

FABRICIUS, J. C., 1798. — *Supplementum entomologiae systematicae*. Copenhague, [2] + 572 pp.

FERGUSON, E. W., 1925. — Description of a new species of Mycetophilidae (Diptera) with luminous larvae. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, **50** : 487-488.

FERRIS, G.F., 1939. — Foreword : 79-83. *In* Ferris, G. F. & Rees, B. E., The morphology of *Panorpa nuptialis* Gerstaeker (Mecoptera : Panorpidae). *Microentomology*, **4** (3) : 79-108.

FERRIS, G. F. & REES, B. E., 1939. — The morphology of *Panorpa nuptialis* Gerstaeker (Mecoptera : Panorpidae). *Microentomology*, **4** (3) : 79-108.

FISHER, E. G., 1937. — *A comparative Study of the Male Terminalia of the Mycetophilidae of Nearctic America*. Cornell University Libraries, thèse 1937 F533, 432 pp., 37 pl. [document ronéot. non publié].

FISHER, E. G., 1941. — Distributional notes and keys to the American Ditomyiinae, Diadocidinae and Ceroplatinae with descriptions of new species (Diptera : Mycetophilidae). *Trans. Am. ent. Soc.*, **67** : 275-301.

FLEMING, C. A., 1962. — New Zealand Biogeography. A paleontologist's approach. *Tuatara*, **10** (2) : 53-108.

Source : MNHN, Paris

FLEMING, C. A., 1975. — I. The geological history of New Zealand and its biota : 1-86. *In* : G. Kushel (*ed.*), Biogeography and Ecology in New Zealand. *Monograph. Biol.*, **27** : i-xvi + 1-689.

FOSTER, R. J., 1974. — Eocene echinoids and the Drake Passage. *Nature, Lond.*, **249** (5459) : 751.

FRAKES, L. A., BURGER, D., APTHORPE, M., WISEMAN, J., DETTMAN, M. *et al.*, 1987. — Australian Cretaceous shorelines, stage by stage. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, **59 (1-3)** : 31-48.

FREEMAN, P., 1951. — Mycetophilidae. *In Diptera of Patagonia and South Chile*, 3. London, British Museum (Nat. Hist.), 138 pp., 49 pl.

FREEMAN, P., 1960. — A new genus and species of Sciaridae (Diptera, Nematocera) from South Africa. *Ann. Natal Mus.*, **15** : 75-77.

FREEMAN, P., 1970. — A revision of the species of *Macrocera* (Diptera, Mycetophilidae) from the Ethiopian Zoogeographical Region. *J. nat. Hist.*, **4** : 363-367.

FREEMAN, P., 1983. — Sciarid Flies. Diptera, Sciaridae. *Handb. Ident. Br. Insects*, **9**, pt. 6 : 1-66.

FREY, R., 1913. — Über die Mundteile der Mycetophiliden, Sciariden, und Cecidomyiiden. *Acta Soc. Fauna Flora fenn.*, **37** (2) : 1-544, 4 pl.

FULTON, B. B., 1939. — Lochetic luminous dipterous larvae. *J. Elisha Mitchell scient. Soc.*, **53** : 289-293.

FULTON, B. B., 1941. — A Luminous Fly Larva With Spider Traits (Diptera, Mycetophilidae). *Ann. ent. Soc. Am.*, **34** (2) : 289-302, 1 pl.

GAGNÉ, R. J., 1975. — A revision of the Neartic species of the genus *Phronia* (Diptera : Mycetophilidae). *Trans. Am. ent. Soc.*, **101** : 227-318.

GAGNÉ, R. J., 1978. — A hypothesis for the distribution of holarctic groups of fungus gnats (Diptera : Mycetophilidae). *Jl N. Y. ent. Soc.*, **86** (4) : 289.

GAGNÉ, R. J., 1981a. — A Monograph of *Trichonta* With a Model for the Distribution of Holarctic Mycetophilidae (Diptera). *Techn. Bull. U.S. Dep. Agric.*, **1638** : 1-64.

GAGNÉ, R. J., 1981b. — Cecidomyiidae : 257-292. *In* : McAlpine, J. F., Peterson, B. V., Shewell, G. E., Teskey, H. J., Vockeroth, J. R. & Wood, D. M., coord., *Manual of Nearctic Diptera*, 1. Research Branch, Agriculture Canada Monograph n° 27, vi + 674 pp.

GAGNÉ, R. J., 1984. — 10. The Geography of Gall Insects : 305-322. *In* Ananthakrishnan, T. N. (*ed.*), *Biology of Gall Insects*, New Dehli, Bombay, Calcutta & IBH.

GANGULY, G., 1960. — Notes on the histology and anatomy of the larva of *Boltiophila luminosa* of New Zealand. *Jl R. microsc. Soc.*, **79** : 137-154.

GARRETT, C. B. D., 1925. — *Sixty-one new Diptera*. Cranbrook, B. C., 12 pp.

GATENBY, J. B., 1959. — Notes on the New Zealand Glowworm, *Boltiophila (Arachnocampa) luminosa*. *Trans. R. Soc. N. Z.*, **87** (3-4) : 291-314, pl. 23-28.

GATENBY, J. B., 1960a. — The Australasian mycetophilid glow-worms. *Trans. R. Soc. N. Z.*, **88** : 577-593.

GATENBY, J. B., 1960b. — The New Zealand glowworm. *Tuatara*, **8** : 86-92.

GATENBY, J. B. & COTTON, S., 1960. — Snare Building and Pupation in *Boltiophila luminosa*. *Trans. R. Soc. N. Z.*, **88** (1) : 149-156, pl. 8-11.

GAULD, I. D. & MOUND, L. A., 1982. — Homoplasy and the delineation of Holophyletic genera in some insect groups. *Syst. Ent.*, **7** : 73-86.

GAYET, M., RAGE, J.-C. & RANA, R. S., 1984. — Nouvelles ichthyofaune et herpétofaune de Gitti Khadan, le plus ancien gisement connu du Deccan (Crétacé/Paléocène) à Microvertébrés. Implications paléogéographiques. *Mém. Soc. géol. Fr.*, N. S., 147 : 55-65.

GOLDSCHMIDT, R. B., 1948. — Glow-worms and evolution. *Revue scient. Paris*, **86** : 607-612.

GOLDSCHMIDT, R. B., 1951. — Eine weitere Bemerkunde über « Glühwurmer und Evolution ». *Naturwissenschaften*, **38** : 437-438.

GOUIN, F., 1950. — Recherches sur la morphologie de l'appareil buccal des Diptères. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, N. S., **28** (4) : 167-269.

GOUJET, D., MATILE, L., JANVIER, Ph. & HUGOT, J. P. (*trad. et adapt.*), 1988. — *Systématique Cladistique. Quelques textes fondamentaux. Glossaire*. Deuxième édition révisée et augmentée. Paris, Société française de systématique, Biosystema 2, iii + 195 pp.

GRASSÉ, P. P., 1951. — Ordre des Mécoptères : 71-124. *In* Grassé, P. P., ed., *Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie. X. Insectes supérieurs et Hémiptéroïdes. Fascicule I. Névroptéroïdes, Mécoptéroïdes, Hyménoptéroïdes (Symphytes et Térébrants)*. Paris, Masson, 975 pp.

GREEN, L. F. B., 1979a. — The fine structure of the light organ of the New Zealand glow-worm *Arachnocampa luminosa* (Diptera : Mycetophilidae). *Tissue & Cell*, **11** (4) : 457-465.

GREEN, L. F. B., 1979b. — Regional specialization in the malpighian tubules of the New Zealand glow-worm *Arachnocampa luminosa* (Diptera : Mycetophilidae). The structure and function of type I and II cells. *Tissue & Cell*, **11** (4) : 673-702.

GRESSITT, J. L., 1974. — Insect Biogeography. *A. Rev. Ent.*, **19** : 293-321.

GRIFFITHS, G. C. D., 1972. — The phylogenetic classification of Diptera Cyclorrhapha, with special reference to the male postabdomen. *Series Ent.*, **8** : 1-340.

HACKMAN, W., 1964. — On reduction and loss of wings in Diptera. *Notul. Ent.*, **49** : 193-210.

HACKMAN, W. & MEINANDER, M., 1979. — Diptera feeding as larvae on macrofungi in Finland. — *Ann. Zool. Fennici*, **16** : 50-83.

HACKMAN, W. & VÄISÄNEN, R., 1982. — Different classification systems in the Diptera. *Ann. Zool. Fennici*, **19** : 209-219.

HALLAM, A., 1981. — Relative Importance of Plate Movements, Eustasy, and Climate in Controlling Major Biogeographical Changes Since the Early Mesozoic : 303-330, *in* Nelson (G.) & Rosen (D. E.), *Vicariance Biogeography, A Critique*. New York, Columbia University Press, xvi + 593 pp.

HAMILTON, K. G. A., 1971. — The insect wing, part I. Origin and development of the wings from notal lobes. *J. Kans. ent. Soc.*, **44** (4) : 421-443.

HAMILTON, K. G. A., 1972a. — The insect wing, part II, Vein homology and the archetypal insect wing. *J. Kans. ent. Soc.*, **45** (1) : 54-58.

HAMILTON, K. G. A., 1972b. — The insect wing, part III. Venation of the orders. *J. Kans. ent. Soc.*, **45** (2) : 145-162.

HAMILTON, K. G. A., 1972c. — The insect wing, part IV. Venational trends and the phylogeny of the winged orders. *J. Kans. ent. Soc.*, **45** (3) : 295-308.

Source : MNHN, Paris

HAMILTON, W. R., 1969. — Mesozoic California and the underflow of Pacific mantle. *Bull. geol. Soc. Am.*, **80** (12) : 2409-2430.

HARBACH, R. E. & KNIGHT, K. L., 1980. — *Taxonomist's Glossary of Mosquito Anatomy*. North Carolina State University, Raleigh, Marlton, New Jersey, Plexus Publ., xi + 415 pp.

HARLAND, W. B., COX, A. V., LLEWELLYN, P. G., PICKTON, C. A. G., SMITH, A. G. & WALTERS, R., 1982. — *A Geologic Time Scale*. Cambridge, Cambridge University Press, 131 pp.

HARRINGTON, H. J., 1965. — Geology and morphology of Antarctica : 1-71. *In* Mieghem, J. Van & Van Oye, P. (*ed.*), Biogeography and Ecology in Antarctica. *Monographiae biol.*, **15** : i-xvii + 1-762.

HARRISON, C., BARRON, E. & HAY, W., 1979. — Mesozoic evolution of the Antarctic Peninsula and the Southern Andes. *Geology*, **7** : 374-378.

HARRISON, L., 1928. — The Composition and Origin of the Australian Fauna with special reference to the Wegener Hypothesis. *Rep. Australas. Ass. Advmt Sci.*, **18** : 332-396.

HARRISON, R. A., 1961. — Notes on the taxonomy of the New Zealand glow-worm, *Arachnocampa luminosa* (Skuse) (Dipt. : Mycetophilidae). *Trans. R. Soc. N. Z.*, Zool., **1** : 197-201.

HARRISON, R. A., 1966. — Australian glow-worms of the genus *Arachnocampa* Edwards (Diptera : Mycetophilidae). *Pacif. Insects*, **8** (4) : 877-883.

HARVEY, E. N., 1952. — *Bioluminescence*. New York, Academic Press, 649 pp.

HAYES, D. E. & RINGIS, J., 1973. — Seafloor spreading in the Tasman Sea. *Nature, Lond.*, **243** : 454-458.

HECHT, M. K., GOODY, P. C. & HECHT, B. M. (*ed.*), 1977. — Major patterns in vertebrate evolution. New York, Plenum Press, 1976 (1977), ix + 908 pp.

HENDEL, F., 1928. — Zweiflügler oder Diptera. II. Allgemeiner Teil. *In* Dahl, F., *ed., Die Tierwelt Deutschlands*, 11 Teil, 135 pp.

HENDEL, F., 1938. — Diptera : 1729-1998. *In* Kükenthal-Krumbach, *ed., Handbuch der Zoologie*, 4 band, 2 halfte, 2 Teil.

HENNIG, W., 1936. — Beziehungen zwischen geographischer Verbreitung und systematischer Gliederung bei einigen Dipterenfamilie : ein Beitrag zum Problem der Gliederung systematischer Kategorien hoheren Ordnung. *Zool. Anz.*, **116** : 161-175.

HENNIG, W., 1948. — *Die Larvenformen der Dipteren. Eine Übersicht über die bisher bekannten Jugendstadien der zweiflügeligen Insekten. I. Teil*. Berlin, Akademie-Verlag, 184 pp.

HENNIG, W., 1950. — *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin, Deutscher Zentralverlag, [7] + 370 pp.

HENNIG, W., 1954. — Flügelgeäder und System der Dipteren unter Berücksichtigung des aus dem Mesozoikum beschriebenen Fossilien. *Beitr. Ent.*, **4** (3/4) : 245-388.

HENNIG, W., 1955. — Das Flügelgeader der Gattung *Allactoneura*. Eine Berichtigung (Diptera : Fungivoroiden). *Beitr. Ent.*, **5** (1/2) : 127-128.

HENNIG, W., 1960. — Die Dipteren-Fauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches Problem. *Beitr. Ent.*, **10** (3/4) : 221-329.

HENNIG, W., 1966a. — *Phylogenetic systematics*. Urbana, Chicago, London, University of Illinois Press, [8] + 263 pp.

HENNIG, W., 1966b. — *Fannia scalaris* Fabricius, eine rezente Art im Baltischen Bernstein ? *Stuttg. Beitr. Naturk.*, **150** : 1-12.

HENNIG, W., 1968. — Kritische Bemerkungen über den Bau der Flügel|wurzel bei den Dipteren und die Frage der Monophylie der Nematocera. *Stuttg. Beitr. Naturk.*, **193** : 1-23.

HENNIG, W., 1969. — *Die Stammegeschichte der Insekten*. Frankfurt a. M., Verlag, W. Kramer, Senckerberg-Buch Nr 49, 436 pp.

HENNIG, W., 1973. — Diptera (Zweiflüger). *In* Helmcke, J. G., Starck, D. & Wermuth, H., *ed. Handbuch der Zoologie. Eine Naturgeschichte der Stamme des Tierreiches, gegründet von Willy Kükenthal*. Berlin, **4** (2) 2/31, Lief, 20, 2 + 200 pp.

HENNIG, W., 1976a. — Das Hypopygium von *Lonchoptera lutea* Panzer und die phylogenetischen Verwantschaftsbeziehungen der Cyclorrhapha. *Stuttg. Beitr. Naturk.*, ser. A, **283** : 1-63.

HENNIG, W., 1976b. — Anthomyiidae, Lfg. 306, Bd. VII/1 (3) : 686-699. *In* Lindner, E., ed. *Die Fliegen der palaearktischen Region*. Stuttgart, Schweizerbart.

HENNIG, W., 1981. — *Insect Phylogeny*. Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Wiley & Sons, xii + 514 pp. [traduction anglaise de Hennig, 1969, avec additions].

HICKMAN, V. V., 1965. — On *Planarivora insignis* gen. et sp. n. (Diptera : Mycetophilidae), whose larval stages are parasitic in land Planarians. *Pap. Proc. R. Soc. Tasm.*, **99** : 1-8, 1 pl.

HILGENBERG, O. C., 1933. — *Vom wachsenden Erdball*. Verf. Verl., Berlin, 50 pp.

HILLYER, 1961. — The morphology of the ventral region of the thorax in Diptera [B. Sc. dissertation, Imperial College, London ; cité *in* Speight, 1969].

HINTON, H. E., 1946. — A New Classification of Insect Pupae. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **116** (2) : 282-328.

HIRVENOJA, M., 1973. — Revision der Gattung *Cricotopus* van der Wulp und ihrer Verwandten (Diptera, Chironomidae). *Ann. Zool. Fenn.*, **10** : 1-363.

HOLLOWAY, J. D., 1979. — A survey of the Lepidoptera, biogeography and ecology of New Caledonia. *Series Ent.*, **15** : 1-588.

HOLLOWAY, J. D. & JARDINE, N., 1968. — Two approaches to zoogeography : a study based on the distributions of butterflies, birds and bats in the Indo-Australian area. *Proc. linn. Soc. Lond.*, **179** (2) : 153-188.

HONG, Y., 1981. — *Eocene fossil Diptera in amber of Fushun Coalfield*, Beijing, Geological Publishing House, 165 pp. [en chinois, résumé anglais].

HONG, Y. C., YANG, T. C., WANG, S. T., WANG, S. E., LI, Y. K., SUN, M. R., SUN. H. C. & TU, N. C., 1974. — [Stratigraphy and Paleontology of Fushun coalfield, Lianing Province]. *Acta geol. sin.*, **1974** (2) : 113-150, 7 pl. [en chinois, résumé anglais].

HOOKER, J. D., 1845. — On the Huon Pine, and on *Microcachrys*, a new genus of Coniferae from Tasmania ; together with remarks upon the geographical distribution of that order in the Southern Hemisphere. *J. of Botany*, **4** : 137-157.

HOWARTH, M. K., 1981. — Palaeogeography of the Mesozoic : 197-220. *In* Cocks, L. R. M., *ed., The Evolving Earth*. London, British Museum (Natural History) & Cambridge University Press, vii + 264 pp.

Source : MNHN, Paris

HOWELL, D. G., 1980. — Mesozoic accretion of exotic terranes along the New Zealand segment of Gondwanaland. *Jl R. Soc. N. Z.*, **11** : 113-122.

HOYT, C. P., 1952. — The evolution of the mouth parts of adult Diptera. *Microentomology*, **17** (3), contr. n° 73 : 61-125.

HUDSON, G. V., 1886. — A luminous insect larva in New Zealand. *Entomologist's mon. Mag.*, **23** : 99-101.

HUDSON, G. V., 1887. — On New Zealand Glow-worms. *Trans. Proc. N. Z. Insi.*, **19** : 62-64.

HUDSON, G. V., 1890. — The habits and life-history of the New Zealand glowworm. *Trans. N. Z. Inst.*, **23** : 43-49.

HUDSON, G. V., 1892a. — Note on *Tanyzonus bolitophilae*, Marshall, parasitic in the New Zealand glow-worm. *Entomologist's mon. Mag.*, **28** : 277-278.

HUDSON, G. V., 1892b. — Note on an ant-like insect (*Betyla fulva*, Cameron) parasitic in the New Zealand glow-worm. *Trans. N. Z. Inst.*, **25** : 164.

HUDSON, G. V., 1926. — " The New Zealand Glow-worm " *Bolitophila (Arachnocampa) luminosa* : summary of observations. *Ann. Mag. nat. Hist.* (9), **17** : 228-235.

HUDSON, G. V., 1928. — The New Zealand Glow-worm. *Trans. Proc. N. Z. Inst.*, **59** : 426-428.

HUDSON, G. V., 1950. — The natural history of the New Zealand glow-worm (*Arachnocampa luminosa*) : 15-37. *In Fragments of New Zealand Entomology*. Wellington, Ferguson & Osborn.

HUMPHRIES, C. J., 1981. — Biogeographical methods and the southern beeches (Fagaceae : *Nothofagus*) : 177-207. *In* Funk, V. A. & Brooks, D. R. (*ed.*), *Advances in cladistics : proceedings of the first meeting of the Willi Hennig Society*, New York, New York Botanical Garden, xii + 250 pp.

HUMPHRIES, C. J. & PARENTI, L. R., 1986. — *Cladistic Biogeography*. Oxford Monographs on Biogeography n° 2, Oxford, Clarendon Press, xii + 98 pp.

HUTSON, A. M., 1977. — A revision of the families Synneuridae and Canthyloscelidae (Diptera). *Bull. Br. Mus. nat. Hist.* (Ent.), **35** (3) : 65-100.

HUTSON, A. M., ACKLAND, D. M. & KIDD, L. N., 1980. — Mycetophilidae (Bolitophilinae, Ditomyiinae, Diadocidiinae, Keroplatinae, Sciophilinae and Manotinae). *Hanbk Ident. Br. Insects*, **9**, pt. 3 : 1-111.

INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE, 1963. — Opinion 678. The suppression under the plenary powers of the pamphlet published by Meigen, 1800. *Bull. zool. Nom.*, **20** : 339-342.

IRWIN, M. E., 1976. — Morphology of the termanilia and known ovipositing of female Therevidae (Diptera : Asiloidea), with an account of correlated adaptations and comments on phylogenetic relationships. *Ann. Natal Mus.*, **22** : 913-925.

JACKSON, J. F., 1974. — Goldschmidt's Dilemna Resolved : Notes on the Larval Behavior of a New Neotropical Webspinning Mycetophilid (Diptera). *Am. Midl. Nat.*, **92** (1) : 240-245.

JANVIER, Ph., 1986. — L'impact du cladisme sur la recherche dans les sciences de la vie et de la terre : 99-120. *In* Tassy, P. (*coord.*), *L'ordre et la diversité du vivant*. Paris, Fayard, Fondation Diderot, 289 pp.

JANVIER, Ph., 1988. — Cladistics : theory, purpose, and evolutionary implications : 105-152. *In* Goujet, D., Matile, L., Janvier, Ph. & Hugot, J.-P. (*trad. et adapt.*), *Systématique cladistique. Quelques textes fondamentaux. Glossaire*. Deuxième édition révisée et augmentée, Paris, Société française de Systématique, Biosystema 2, iii + 195 pp.

JEANNEL, R., 1926. — Faune cavernicole de la France avec une étude des conditions d'existence dans le domaine souterrain. *Encycl. ent.*, **7** : 1-344.

JEANNEL, R., 1943. — *La genèse des faunes terrestres. Éléments de biogéographie*. Paris, Presses Universitaires de France, (1942) 1943, viii + 514 pp., 8 pl. h.-t.

JEANNEL, R., 1950. — La marche de l'Évolution. *Publs Mus. natn. Hist. nat.*, **15** : 1-171.

JEANNEL, R., 1961. — La Gondwanie et le peuplement de l'Afrique. *Annls Mus. r. Afr. cent.*, sér. in-8°, sci. zool., **102** : 1-161.

JOHANNSEN, O. A., 1909. — Diptera. Fam. Mycetophilidae. *Genera Insect.*, **93** : 1-141, 7 pl.

JOHANNSEN, O. A., 1910. — The fungus gnats of North America. The Mycetophilidae of North America. Part I. *Bull. Me agric. exp. Stn*, ser. 2, 180, 1909 (1910), n° 172 : 209-276, 3 pl. Part II. The Sciophilinae, *id.* n° 180 : 125-192, 4 pl.

JOHANNSEN, O. A., 1912. — The fungus gnats of North America. The Mycetophilidae of North America. Part III. The Mycetophilinae. *Bull. Me agric. exp. Stn*, n° 196 : 249-328, 5 pl. Part IV (Conclusion), *id.*, n° 200 : 57-146, 7 pl.

JOLEAUD, J., 1931. — L'histoire paléogéologique de l'océan Pacifique. *C. r. Séanc. Soc. Biogéogr.*, **62** : 9-12.

KALUGINA, N. S. & KOVALEV, V. G., 1985. — [*Les Diptères du Jurassique de Sibérie*]. Moscou, « Nauka », 198 pp. [en russe].

KAMP, P. J. J., 1980. — Pacifica and New Zealand : proposed eastern elements in Gondwanaland's history. *Nature, Lond.*, **288** : 659-664.

KARIG, D. & INGLE, J., 1975. — Initial reports of the Deep Sea Drilling Project, Volume 31 : 351-402, Washington, D.C., U.S. Government Printing Office.

KATO, K., 1953. — On the Luminous Fungus Gnats in Japan. *Scient. Rep. Saitama Univ.*, Urawa, **B**, **1** : 59-63.

KEAST, A., ERK, F. C. & GLASS, B. (*ed.*), 1972. — *Evolution. Mammals and Southern Continents*. Albany, New York, State University of New York Press, 543 pp.

KE CHUNG KIM & COOK, E. F., 1966. — A Comparative External Morphology of Adult Sphaeroceridae (Diptera). *Misc. Publs ent. Soc. Amer.*, **5** (2) : 77-100.

KEILIN, D., 1919. — On the structure of the larvae and the systematic position of the genera *Mycetobia* Mg., *Ditomyia* Winn., and *Symmerus* Walk. (Diptera Nematocera). *Ann. Mag. nat. Hist.* (9), **3** : 33-42.

KENNETT, J. P., HOUTZ, R. E., ANDREWS, P. B., EDWARDS, A. R. *et al.*, 1974. — Development of the circum-Antarctic current. *Science, Wash.*, **186** : 144-147.

KERTÉSZ, C., 1902. — *Catalogus Dipterorum hucusque descriptorum*. Leipzig, Wilhelm Engelmann, [1] + 338 + [1] pp.

KHALAF, K. T., 1971. — Keroplatinae and Sciophilinae from Louisiana and Mississipi (Diptera : Mycetophilidae). *Fla Ent.*, **54** (1) : 13-20.

KIDD, L. N., 1962. — Notes on British fungus-gnats (Diptera, Mycetophilidae). *Entomologist*, **94** : 119-125.

KIELAN JAWAROWSKA, Z., 1974. — Migrations of the Multituberculata and the late Cretaceous connections between Asia and North America. *Ann. S. Afr. Mus.*, **64** : 231-243.

KING, L. C., 1961. — The Palaeoclimatology of Gondwanaland during the Palaeozoic and Mesozoic Eras : 307-331. *In* : Nairn, A. E. M. (*ed.*), *Descriptive Palaeoclimatology*. New York, Insterscience Publishers, 380 pp.

Source : MNHN, Paris

KING, L. C. & DOWNARD, T. W., 1964. — Importance of Antarctica in the hypothesis of continental drift : 727-732. *In* Adie, R. J. *(ed.), Antarctic Geology : proceedings of the first international symposium on Antarctic geology. Cape Town, 16-21 September 1963.*

KOVALEV, V. G., 1986. — [Infraordres Bibionomorpha et Asilomorpha] : 125-154. *In* Rasnitsyn, A. P., *ed.* [Insects in the early Cretaceous ecosystems of the West Mongolia]. *Trudy sovm. sov.-mongol. paleont. Eksped.*, **28** : 1-213 + [1]. [en russe].

KRAUS, O., 1966. — Diskussionsbemerkung. *Zool. Anz.*, 177 : 41-43.

KRIVOSHEINA, N. P., 1969. — [*Ontogénèse et évolution des Diptères*]. Moscou, « Nauka », 367 pp. [en russe].

KRIVOSHEINA, N. P. & MAMAEV, B. M., 1967. — [*Clés de détermination des larves d'insectes diptères arboricoles*]. Moscou, « Nauka », 367 pp. [en russe].

KRIVOSHEINA, N. P. & MAMAEV, B. M., 1988. — Family Keroplatidae : 199-210 ; Family Macroceridae : 212-217. *In* Soos, A. & Papp, L., *ed., Catalogue of Palaearctic Diptera, volume 3. Ceratopogonidae-Mycetophilidae.* Budapest, Akadémiai Kiadó, 448 pp.

LAFFOON, J. L., 1957. — A revision of the Nearctic species of *Fungivora* (Diptera, Mycetophilidae). *Iowa St. Coll. J. Sci.*, **31** (2) : 141-340.

LAFFOON, J. L., 1965. — Family Mycetophilidae (Fungivoridae) : 196-229. *In* Stone, A. *et al.*, a Catalog of the Diptera of America north of Mexico. *Agric. Handb.*, **276** : iv + 1-1696.

LAMEERE, A., 1906. — Notes pour la classification des Diptères. *Mém. Soc. ent. Belg.*, **12** : 105-140.

LAMEERE, A., 1936. — *Les Stegopthères. Les Diptères.* Précis de Zoologie, tome V, fasc. I. Bruxelles, Cauwenberg, 160 pp.

LANDROCK, K., 1926. — Fungivoridae (Mycetophilidae). *In* Lindner, E., *ed.*, Die Fliegen der Palaearktischen Region, n° 8, 96 pp., pl. I-6.

LANDROCK, K., 1940. — Pilzmücken oder Fungivoridae (Mycetophilidae). *In* Dahl, F., *ed., Die Tierwelt Deutschland und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach Lebensweise*, 38, 6, 166 pp.

LANE, J., 1946. — New Brazilian Mycetophilidae (Diptera, Nematocera). *Revta Ent. Rio de J.*, **17** (3) : 339-360.

LANE, J., 1948. — Ceroplatinae da Regiaõ Neotropical (Diptera, Mycetophilidae). *Revta Ent., Rio de J.*, **19** (3) : 437-458.

LANE, J., 1950a. — Neotropical Ceroplatinae (Diptera, Mycetophilidae). *Dusenia*, **1** (1) : 32-69.

LANE, J., 1950b. — Additional neotropical Ceroplatinae (Diptera, Mycetophilidae). *Dusenia*, **1** (3) : 139-144.

LANE, J., 1956. — Further notes on neotropical «Keroplatinae » (Diptera, Mycetophilidae). *Revta bras. Biol.*, **16** (1) : 121-128.

LANE, J., 1958. — Mycetophilidae, chiefly from Argentina. *Proc. 10th Int. Congr. Ent. (Montréal, 1956)*, **1** : 143-162.

LANE, J., 1960. — Mycetophilidae from Trinidad, B.W.I. (Diptera, Nematocera). *Studia Ent.*, **3** (1-4) : 375-384.

LANE, J., 1961. — Further new neotropical Mycetophilidae (Diptera, Mycetophilidae). *Revta bras. Ent.*, **10** : 1-15.

LANE, J., 1962. — A brief note on neotropical Mycetophilidae (Diptera, Nematocera). *Revta bras. Biol.*, **22** (1) : 9-16.

LANE, J. & STÜRM, H., 1958. — A new genus of "Ditomyiinae ". Description of two new species with bionomical notes (Diptera, Mycetophilidae). *Revta bras. Biol.*, **18** (2) : 199-207.

LARSON, R. L. & CHASE, C. G., 1972. — Late Mesozoic evolution of the western Pacific Ocean. *Bull. geol. Soc. Am.*, **83** (12) : 3627-3644.

LARSSON, S. G., 1978. — Baltic Amber — a Palaeobiological Study. *Entomonograph*, **1** : 1-192.

LAŠTOVKA, P., 1970. — A study on the last instar larvae of some Czechoslovak *Mycetophila* (Diptera, Mycetophilidae). *Acta Univ. Carol.*, Biol., **1970** : 137-176.

LAŠTOVKA, P., 1972. — Holarctic species of *Mycetophila ruficollis*-group (Diptera, Mycetophilidae). *Acta ent. bohemoslovaca*, **69** (4) : 275-294.

LAŠTOVKA, P. & MATILE, L., 1972. — Révision des *Diadocidia* (Diptera, Mycetophilidae) de la région holarctique. *Annls Soc. ent. Fr.*, N. S., **8** (1) : 205-223.

LATREILLE, P. A., 1809. — *Genera crustaceorum et insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus exemplisque plurimis explicata.* Tomus quartus et ultimus. Paris, Strasbourg, A. Koenig, 399 pp., 16 pl.

LAURENCE, B. R., 1982. — A cave dwelling Mycetophilid in central London. *Entomologist's mon. Mag.*, **117**, 1981 (1982) : 198.

LAWVER, L. A. & SCOTESE, C. R., 1987. — A revised reconstruction of Gondwanaland : 17-23. *In* McKenzie, G. D. (*ed.*), Gondwana 6 : Structure, Tectonics and Geophysics. *Geophys. Mon.*, **40** : xii + 1-322.

LEE, J., 1976. — Bioluminescence of the Australian Glowworm, *Arachnocampa richardsae* Harrison. *Photochemistry & Photobiology*, **24** : 279-285.

LEHRER, A. Z., 1971. — Morphologie et homologies des selérites abdominaux femelles chez les Diptères Cyclorrhapha. *Bull. Soc. ent. Mulhouse*, **1971** : 59-66.

LIOY, P., 1863. — I ditteri distribuiti secondo un nuevo metodo di classificazione naturale. *Atti R. Ist. veneto Sci.*, (3), **9** : 187-236.

LLOYD, J. E., 1978. — Insect bioluminescence : 241-272. *In* Herring, P. J., ed., *Bioluminescence in Action*. London, New York, San Francisco, Academic Press, xxvi + 570 pp.

LUOBROOK, N. H., 1978. — Australia : 209-249. *In* Moullade, M. & Nairn, A. E. M. (*ed.*), *The phanerozoic geology of the world II. The mesozoic. A*. Amsterdam, Oxford, New York, Elsevier, viii + 529 pp.

MACKERRAS, I. M., 1970. — Skeletal anatomy : 3-28. *In* [CSIRO], *spons., The Insects of Australia. A Textbook for Students and Research Workers*. Melbourne University Press, xiii + 1029 pp.

MACKERRAS, I. M., 1974. — Composition and distribution of the fauna : 29-31. *In* [CSIRO], *spons., The Insects of Australia. A Textbook for Students and Research Workers. Supplement 1974*. Melbourne University Press, viii + 146 pp.

MADWAR, S., 1935. — The Biology and Morphology of the Immature Stages of *Macrocera anglica* Edwards. *Psyche*, **42** : 25-34.

MADWAR, S., 1937. — Biology and Morphology of the Immature Stages of Mycetophilidae (Diptera, Nematocera). *Phil. Trans. R. Soc.*, ser. B, n° 541, **227** : 1-110.

MALFAIT, B. T. & DINKELMAN, M. G., 1972. — Circum-Caribbean tectonic and igneous activity and the evolution of the Caribbean Plate. *Bull. geol. Soc. Am.*, **83** (2) : 251-271.

MALLOCH, J. R., 1917. — A preliminary classification of Diptera, exclusive of Pupipara, based upon larval and

Source : MNHN, Paris

pupal characters with keys to imagines in certain families. Part 1. *Bull. Ill. St. Lob. nat. Hist.*, **12** : i-v + 161-409, pl. 28-57.

MALLOCH, J. R., 1928. — Notes on Australian Diptera, n° 17. *Proc. linn. Soc. N.S.W.*, **53** : 598-617.

MAMAEV, B. M., 1968. — [*Évolution des insectes galligènes - Cécidomyitides*]. Léningrad, Akademia Nauk, 235 pp. [en russe].

MAMAEV, B. M., 1975. — *Evolution of gall forming insects - Gall midges*. Boston Spa, British Library, iii + 316 pp.

MANI, P. G. & GIDDINGS, L. E., 1980. — Ecology of highlands. *Monographia biol.*, **40** : 1-249.

MANSBRIDGE, G. H., 1933. — On the biology of some Ceroplatinae and Macrocerinae. With an appendix on the chemical nature of the web fluid in larvae of Ceroplatinae by H. W. Buston. *Trans. ent. Soc. London*, **81** : 75-92.

MARTIN, P. G., 1977. — Marsupial biogeography and plate tectonics : 97-115. *In* Stonehouse, B. & Gilmore, D. (*ed.*), *The Biology of Marsupials*. Baltimore, London, Tokyo, University Park Press, viii + 486 pp.

MATILE, L., 1959. — Contribution à l'inventaire faunistique des cavités souterraines de l'Ouest de la France : Diptères (1re note). *Bull. Soc. Hist. nat. Ouest Fr.*, **55** : 15-26.

MATILE, L., 1962. — Morphologie et biologie d'un Insecte Diptère cavernicole, *Speolepta leptogaster* Winnertz (Mycetophilidae). *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, sér. A, Zool., **20** (3) : 219-242.

MATILE, L., 1963. — Diptères Fungivoridae récoltés à Richelieu (Indre-et-Loire) et aux environs. *Cah. Nat.*, N. S., **19** : 75-79.

MATILE, L., 1967. — Note sur la présence d'un tentorium chez certaines larves de Mycetophilidae (Dipt. Nematocera). *Annls Soc. ent. Fr.*, N. S., **3** (4) : 977-983.

MATILE, L., 1969. — Un *Macrocera* nouveau de Grèce (Dipt. Mycetophilidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, **74** (1-2) : 36-37.

MATILE, L., 1970a. — L'origine des Diptères cavernicoles : 307-311. *In* Orghidan, T., *réd. act., Livre du Centenaire Emile G. Racovitza 1868-1968*. Bucarest, Acad. Rép. social. Roum., 699 pp.

MATILE, L., 1970b. — Les Diptères cavernicoles. *Annls Spéléol.*, **25** (1) : 179-222.

MATILE, L., 1970c. — Diptères Mycetophilidae du Cameroun et de République Centrafricaine. I. Keroplatinae. *Bull. Inst. fond. Afr. noire*, sér. A, **27** (3) : 773-816.

MATILE, L., 1971. — Caractères écologiques et morphologiques des larves de Mycetophilidae (Diptera) au niveau supraspécifique. *Proc. XIIIth int. Congr. Ent., Moscow, 1968*, **1** : 270.

MATILE, L., 1972a. — Keroplatinae des Iles de l'Océan Indien Occidental (Diptera, Mycetophilidae). *Cah. Off. Rech. Sci. Tech. Outre-Mer*, sér. biol., **16** : 105-123.

MATILE, L., 1972b. — Un nouveau genre de Keroplatinae à antennes pectinées (Dipt., Mycetophilidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, **77** (5-6) : 167-170.

MATILE, L., 1973a. — Note sur les *Macrocerini* (*stat. nov.*) et description d'un genre et de sept espèces de la région éthiopienne (Diptera, Mycetophilidae). *Bull. Inst. fond. Afr. noire*, **34**, sér. A, n° 23, 1972 (1973) : 593-610.

MATILE, L., 1973b. — Diptères Mycetophilidae de Fernando-Poo. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 3e sér., n° 111, janv.-févr. 1973, Zool. **85** : 189-213.

MATILE, L., 1974a. — Diptères Mycetophilidae du Cameroun et de République Centrafricaine. IV. Keroplatinae (2e note). *Bull. Inst. fond. Afr. noire*, **36**, sér. A, n° 4, 1973 (1974) : 917-945.

MATILE, L., 1974b. — South African Animal Life. IX. Diptera Mycetophilidae Keroplatinae. *S. Afr. anim. Life*, **15** : 511-532.

MATILE, L., 1975a. — Découverte du genre *Baeopterogyna* en Région paléarctique ; description d'une espèce nouvelle de Hongrie (Diptera, Mycetophilidae). *Cah. Nat.*, N. S., **29**, 1973 (1975) : 87-88.

MATILE, L., 1975b. — Un nouveau cas de brachyptérisme chez les Diptères Mycetophilidae : la femelle de *Macrocera crozetensis* Colless. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **80** (1-2) : 2-6.

MATILE, L., 1975c. — Révision des *Ralytupa* de la région éthiopienne (Diptera, Mycetophilidae). *Annls Soc. ent. Fr.*, N. S., **11** (1) : 173-220.

MATILE, L., 1976a. — Révision des *Asindulum* et des *Macrorrhyncha* de la Région paléarctique (Dipt., Mycetophilidae). *Annls Soc. ent. Fr.*, N. S., **11** (3), 1975 (1976) : 491-515.

MATILE, L., 1976b. — Un genre nouveau de *Mycomyini* à nervation alaire réduite ; diagnose préliminaire (Dipt. Mycetophilidae Sciophilinae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, **81** (3-4) : 139-140.

MATILE, L., 1977a. — Keroplatinae de Madagascar (Diptera : Mycetophilidae). *Ann. Natal Mus.*, **23** (1) : 23-26.

MATILE, L., 1977b. — Un Keroplatinae cavernicole nouveau de Cuba (Diptera, Mycetophilidae) : 369-371. *In* Orghidan, T., Nunez Jimenez, A., Botosaneanu, L., Decou, V., Negrea, St. & Nicasio Vina Bayés, *dir., Résultats des expéditions biospéologiques cubano-roumaines à Cuba*. Bucarest, Acad. Rep. Soc. Roum., 420 pp.

MATILE, L., 1978a. — Révision des Keroplatinae du genre *Antlemon* (Dipt., Mycetophilidae). *Annls Soc. ent. Fr.*, N. S., **13** (4) : 639-649.

MATILE, L., 1978b. — Description d'un *Neoclastobasis* nouveau de Hongrie et remarques sur divers *Leilini* (Diptera : Mycetophilidae). *Folia ent. hung.*, ser. nov., **31** (1) : 167-172.

MATILE, L., 1978c. — Révision des *Truplaya* afrotropicaux (Diptera, Mycetophilidae). *Annls Soc. ent. Fr.*, N. S., **14** (3) : 451-477.

MATILE, L., 1979a. — Un nouveau genre de Keroplatidae de l'ambre oligocène de la Baltique (Diptera : Mycetophiloidea). *Revue fr. Ent.*, N. S., **1** (1) : 36-41.

MATILE, L., 1979b. — Diptères Mycetophilidae de l'Archipel des Comores. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, sér. A, Zool., **109**, 1978 (1979) : 247-306.

MATILE, L., 1979c. — *Xenoplatyura beaveri* n. sp. (Diptera Mycetophiloidea), Keroplatidae nouveau de Malaisie inféodé aux urnes de *Nepenthes*. *Annls Soc. ent. Fr.*, N. S., **15** (1) : 31-35.

MATILE, L., 1980a. — Identité du genre fossile de l'ambre balte *Arachaeomacrocera* et du genre récent nord-américain *Hesperodes* (Dipt. Mycetophiloidea Keroplatidae). *Entomologiste*, **36** (2) : 65-70.

MATILE, L., 1980b. — Superfamily Mycetophiloidea 15. Family Mycetophilidae : 216-230, 1221-1222. *In* Crosskey, R. W., *ed., Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region*. London, British Museum (Nat. Hist.), 1437 pp.

MATILE, L., 1981a. — Description d'un Keroplatidae du Crétacé moyen et données morphologiques et taxinomiques sur les Mycetophiloidea (Diptera). *Annls Soc. ent. Fr.*, N. S., **17** (1) : 99-123.

MATILE, L., 1981b. — Discovery in the Neotropical Region of a parasitic genus of Keroplatidae, *Planarivora* Hickman,

Source : MNHN, Paris

and notes on its relationships (Diptera, Mycetophiloidea Keroplatidae). *Papéis Avulsos Zool.*, S, Paulo, **34** (12) : 99-123.

MATILE, L., 1981c. — A new Australian genus of Keroplatidae with pectinate antennae (Diptera : Mycetophiloidea). *J. Aust. ent. Soc.*, **20** : 207-212.

MATILE, L., 1982a. — Présence du genre *Platyproptilon* dans les régions australienne et orientale, description d'une espèce nouvelle d'Australie et notes morphologiques (Dipt. Mycetophiloidea Keroplatidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, **86** (9-10), 1981 (1982) : 287-291).

MATILE, L., 1982b. — Systématique, phylogénie et biogéographie des Diptères Keroplatidae des Petites Antilles et de Trinidad. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 4e sér., **4**, sect. A, **1-2** : 189-235.

MATILE, L., 1983. — Un *Sciophila* nouveau de la Vallée d'Aoste (Alpes Italiennes) (Diptera, Mycetophilidae). *Rev. fr. Ent.*, N. S., **5** (4) : 147-150.

MATILE, L., 1984a. — Systématique phylogénétique : application à l'étude des Diptères de la famille des Keroplatidae. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **88** (5-6) : 406-414.

MATILE, L., 1984b. — Nouveaux *Xenoplatyura* hypertéliques de la région afrotropicale (Diptera, Mycetophiloidea, Keroplatidae). *Rev. fr. Ent.*, N. S., **6** (2) : 67-70.

MATILE, L., 1984c. — Notes taxinomiques et chorologiques sur les *Gnoristini* paléarctiques (Diptera, Mycetophilidae). *Annls Soc. ent. Fr.*, N. S., **19** (4), 1983 (1984) : 427-432.

MATILE, L., 1986a. — Diptères Mycetophiloidea de Nouvelle-Calédonie. 1. Lygistorrhinidae. *Annls Soc. ent. Fr.*, **22** (2) : 286-288.

MATILE, L., 1986b. — Recherches sur la systématique et l'évolution des Keroplatidae (Diptera Mycetophiloidea). Thèse de Doctorat d'Etat, Paris, Université Pierre et Marie Curie, [5] + (12) + xxxi + 913 pp., 273 pl.

MATILE, L., 1986c. — L'identité du « Ver de la Tipule de l'Agaric » de Réaumur, et notes taxinomiques sur les *Keroplatus* paléarctiques (Diptera, Mycetophiloidea, Keroplatidae). *Aanls Soc. ent. Fr.*, **22** (3) : 353-367.

MATILE, L., 1988a. — Diptères Mycetophilidae de la forêt de Taï (Côte d'Ivoire). 1. Keroplatidae. *Revue fr. Ent.*, N. S., **10** (2) : 57-79.

MATILE, 1988b. — *Rocetelion*, a new Holarctic genus of the Keroplatidae (Diptera, Mycetophiloidea) : Description, phylogenetic and biogeographic notes. *Suomen hyönt. Aikak.*, **54** : 107-113.

MATILE, L., 1988c. — Diptères Mycetophiloidea de Nouvelle-Calédonie. 2. Keroplatidae : 89-135. *In* Tillier, S. (*ed.*), Zoologia Neocaledonica, 1. *Mém. Mus. natnl Hist. nat.* (A), **142** : 1-158.

MATILE, L., 1989a. — Révision des *Keroplatus* néotropicaux (Diptera : Mycetophiloidea : Keroplatidae). *Annls Soc. ent. Fr.*, N. S., **25** (1) : 1-15.

MATILE, L., 1989b. — 8. Family Keroplatidae : 128-133. *In* Evenhuis, N. (*ed.*), *Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian Regions*. Honolulu, Bishop Museum Press & Brill, 1155 pp.

MATILE, L., 1989c. — 10. Family Mycetophilidae : 135-145. *In* Evenhuis, N. (*ed.*), *Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian Regions*. Honolulu, Bishop Museum Press & Brill, 1155 pp.

MATILE, L., sous presse. — Diptères Mycetophiloidea de Nouvelle-Calédonie. 4. Mycetophilidae Mycomyinae, Sciophilinae et Gnoristinae. *In* Chazeau, J. & Tillier (S.), *ed.*, Zoologia Neocaledonica 2. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, Zool., **149**.

MATILE, L. & BURGHELE-BALACESCO, A., 1969. — Note sur les genres *Keroplatus* et *Cerotelion* et description de *Cerotelion racovitzai* n. sp. (Dipt. Mycetophilidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, **74** (3-4) : 82-86.

MATILE, L. & DURET, P., 1987. — Découverte du genre afrotropical *Ctenocnerion* au Mexique et description d'un sous-genre nouveau (Dipt. Mycetophiloidea Keroplatidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, **91** (9-10), 1986 (1987) : 301-305.

MATILE, L. & GOUJET, D., 1981. — Biogéographie et cladisme : principes et méthodes illustrés par l'exemple des Diptères Keroplatidae. *Mém. Soc. Biogéogr.*, 3e sér., **2** : 63-82.

MATILE, L., TASSY, P. & GOUJET, D., 1987. — *Introduction à la Systématique zoologique (Concepts, Principes, Méthodes)*. Paris, Société française de Systématique, Biosystema 1, 2 + 126 pp.

MATILE, L. & VOCKEROTH, J. R., 1980. — Description d'un genre nouveau de Keroplatidae de l'Ouest nord-américain (Diptera : Mycetophiloidea). *Can. Ent.*, **112** : 545-548.

MATSUDA, R., 1965. — Morphology and evolution of the insect head. *Mem. Am. ent. Inst.*, 4 : **1-334**.

MATSUDA, R., 1970. — Morphology and evolution of the Insect thorax. *Mem. ent. Soc. Can.*, **76** : 1-431.

MATSUDA, R., 1976. — Morphology and Evolution of the Insect Abdomen, with special reference to developmental patterns and their bearings upon systematics. *International series in pure and applied Biology, Zoology Division*, **56** : 1-534.

MATSUDA, R., 1979. — Morphologie du thorax et des appendices thoraciques des Insectes : 1-289. *In* Grassé, P. P., *ed. Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie. Insectes. Thorax, abdomen*, 8 (2). Paris, Masson, 600 pp.

MATTHEWS, J. V., 1980. — Tertiary land bridges and their climate : backdrop for development of the present Canadian insect fauna. *Can. ent.*, **112** (11) : 1089-1103.

MAYR, E., 1960. — The emergence of evolutionary novelties : 349-380. *In* TAX, S., *ed., The Evolution of Life*. Chicago, University of Chicago Press.

MAYR, E., 1969. — *Principles of Systematic Zoology*. New York, McGraw Hill, xi + 428 pp.

MCALPINE, J. F., 1967. — A detailed study of Ironomyiidae (Diptera : Phoroidea). *Can. Ent.*, **99** : 239-253.

MCALPINE, J. F., 1970. — First record of Calypteratе flies in the mesozoic era (Diptera : Calliphoridae). *Can. Ent.*, **102** : 342-346.

MCALPINE, J. F., 1981. — Morphology and terminology — Adults : 9-63. *In* MCALPINE, J. F. Peterson, B. V., Shewell, G. E., Teskey, H. J., Vockeroth, J. R. & Wood, D. M., *coord., Manual of Nearctic Diptera*, 1. Research Branch, Agriculture Canada Mon, n° 27, vi + 674 pp.

MCALPINE, J. F. & MARTIN, J. E. H., 1966. — Systematics of Sciadoceridae and relatives With Descriptions of Two New Genera and Species from Canadian Amber and Erection of Family Ironomyiidae (Diptera : Phoroidea). *Can. Ent.*, **98** : 527-544.

MCALPINE, J. F. & MUNROE, D. D., 1968. — Swarming of Lonchaeid flies and other Insects, with descriptions of four new species of Lonchaeidae (Diptera). *Can. Ent.*, **100** (11) : 1154-1178.

MCALPINE, J. F., PETERSON, B. V., SHEWELL, G. E., TESKEY, H. J., VOCKEROTH, J. R. & WOOD, D. M., *coord.*, 1981. — *Manual of Nearctic Diptera*, 1. Research Branch, Agriculture Canada Mon, n° 27, vi + 674 pp.

Source : MNHN, Paris

McARTHUR, R. H., 1972. — *Geographical Ecology : Patterns in the Distribution of Species*. New York, Harper & Row, 269 pp.

McARTHUR, R. H. & WILSON, E. D., 1967. — The theory of Island Biogeography. *Monogr. Popul. Biol.*, **1** : 1-203.

McKENNA, M. C., 1975. — Fossil mammals and early Eocene North Atlantic land continuity. *Ann. Mo. bot. Gdn*, **62** (2) : 335-353.

McKENNA, M. C., 1980. — Eocene paleolatitude, climate and mammals of Ellesmere Island. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **30** : 349-362.

MEIGEN, J. W., 1800. — *Nouvelle classification des mouches à deux ailes (Diptera L.) d'après un plan tout nouveau*. Paris, 40 pp.

MEIGEN, J. W., 1803. — Versuch einer neuen Gattengseitheilung des europäischen zweiflügligen Insekten. (Diptera Linn.). *Magazin Insektenk. (Illiger)*, **2** : 259-281.

MEIGEN, J. W., 1818. — *Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten*, 1. Aachen, Forstmann, xxxvi + 232 pp., 11 pl.

MELANDER, A. L., 1949. — A report on some Miocene Diptera from Florissant, Colorado. *Am. Mus. Novit.*, **1407** : 1-63.

MELVILLE, R., 1973. — Continental drift and plant distribution : 439-446. *In* Tarling, D. & Runcorn, S. K. (*ed.*), *Implications of Continental Drift to the Earth Sciences*. London, New York, Academic Press, 2 vol., 1184 pp.

MELVILLE, R., 1981. — Vicarious Plant Distribution and Palaeogeography of the Pacific Region : 238-274 et 298-302 (Response). *In* Nelson, G. & Rosen, D. E. (*ed.*), *Vicariance Biogeography : A Critique*. New York, Columbia University Press, xvi + 593 pp.

MENARD, H. W. & HAMILTON, E. L., 1963. — Paleogeography of the Tropical Pacific : 193-217. *In* Gressitt, J. L. (*ed.*), *Pacific Basin Biogeography. A Symposium*. Honolulu, Bishop Museum Press, ix + 563 pp.

METALNIKOV, S., 1908. — Recherches expérimentales sur les chenilles de *Galleria mellonella*. *Archs Zool. exp. gén.*, 4e sér., **8** : 489-588, pl. XVII-XXI.

MEUNIER, F., 1899. — Révision des Diptères fossiles types de Loew conservés au Musée provincial de Kœnigsberg. *Misznea ent.*, **7** : 161-165, 1 pl.

MEUNIER, F., 1904. — *Monographie des Cecidomyïdae, Sciaridae, Mycetophilidae et Chironomidae de l'ambre de la Baltique*. Bruxelles, Olleunis & Ceuterick, 164 pp., 16 pl.

MEUNIER, F., 1917. — Uber einige Mycetophiliden und Tipuliden des Bernstein nebst Beschreibung der Gattung *Palaeotanypeza* (Tanypezinae) derselben Formation. *Neues Jb. Miner. Geol. Palaont.*, **3** : 73-106, pl. 7-16.

MEYER-ROCHOW, V. B. & WALDVOGEL, H., 1979. — Visual behaviour and the structure of dark and light-adapted larval and adult eyes of the New Zealand glowworm *Arachnocampa luminosa* (Mycetophilidae : Diptera). *J. Insect Physiol.*, **25** : 601-613.

MEYRICK, E., 1886. — A luminous insect larva in New Zealand. *Entomologist's mon. Mag.*, **22** : 266-267.

MICKOLEIT, G., 1962. — Die Thoraxmuskulkatur von *Tipula vernalis* Meigen. Ein Beitrag zur vergleichende Anatomie des Dipterenthorax. *Zool. jb., Anat.*, **80** (2) : 213-244.

MOLNAR, R. E., 1981. — A dinosaur from Zealand : 91-96. *In* Cresswell, N. M. & Vella, P. (*ed.*), *Gondwana Five. Proceedings of the Fifth International Gondwana Symposium, Wellington*. x + 339 pp.

MOLNAR, P. & TAPPONNIER, P., 1977. — The collision between India and Eurasia. *Sci. Am.*, **236** (4) : 30-41.

MOLNAR, R. E., ATWATER, T., MAMMERICKX, J. & SMITH, S. M., 1975. — Magnetic anomalies, bathymetry, and the tectonic evolution of the South Pacific since the late Cretaceous. *Geophys. J. R. Astron. Soc.*, **40** : 383-420.

MUNROE, D. D., 1974. — The systematics, phylogeny, and zoogeography of *Symmerus* Walker and *Australosymmerus* Freeman (Diptera : Mycetophilidae : Ditomyiinae). *Mem. ent. Soc. Can.*, **92** : 1-183.

MUNROE, E. G., 1963. — Perspectives in biogeography. *Can. Ent.*, **95** : 229-308.

NAGATOMI, A., 1982a. — Ninth Sternum and Genital Fork in Female Nematocera and Orthorrhaphous Brachycera (Diptera). *Kontyû*. Tokyo, **50** (1) : 95-96.

NAGATOMI, A., 1982b. — Geographical distribution of the lower Brachycera (Diptera). *Pacif. Insects*, **24** (2) : 139-150.

NAUMANN, I. D., 1982. — Systematics of the Australian Ambositrinae (Hymenoptera : Diapriidae), with a Synopsis on Non-Australian Genera of the Subfamily. *Aust. J. Zool. Suppl. Ser.*, n° **85** : 1-239.

NELSON, G. J., 1972. — Phylogenetic Relationship and Classification. *Syst. Zool.*, **21** (2) : 227-230.

NELSON, G. J., 1973. — Comments on Leon Croizat's Biogeography. *Syst. Zool.*, **22** (3) : 312-320.

NELSON, G. J., 1974. — Historical Biogeography : An Alternative Formalization. *Syst. Zool.*, **23** (4) : 555-558.

NELSON, G. J., 1975. — Review on Biogeography, the vicariance paradigm, and continental drift. *Syst. Zool.*, **24** (4) : 490-504.

NELSON, G. J., 1978. — Ontogeny, Phylogeny, Paleontology, and the Biogenetic Law. *Syst. Zool.*, **27** (3) : 324-345.

NELSON, G. J., 1985. — A decade of challenge. The future of biogeography. *In* Leviton, A. E. & Aldrich, M. L. (*ed.*), *Plate Tectonics and Biogeography. J. Hist. Earth Sci. Soc.*, **4** (2) : 187-196.

NELSON, G. J. & PLATNICK, N. I., 1978. — The Perils of Plesiomorphy : Widespread Taxa, Dispersal and Phenetic Biogeography. *Syst. Zool.*, **27** (4) : 474-477.

NELSON, G. J. & PLATNICK, N. I., 1981. — *Systematics and Biogeography. Cladistics and vicariance*. New York, Columbia University Press, xi + 567 pp.

NELSON, G. J. & ROSEN, D. E. (*ed.*), 1981. — *Vicariance Biogeography : A Critique*. New York, Columbia University Press, xvi + 593 pp.

NEUMANN, H., 1958. — Der Bau und Funktion des männlichen Genitalapparate von *Trichocera annulata* Meig. und *Tipula paludosa* Meig. (Dipt. Nematocera). *Dt. ent. z.*, N. F., **5** : 235-298.

NOONAN, G. R., 1986. — Distribution of Insects in the Northern Hemisphere : Continental Drift and Epicontinental Seas. *Bull. ent. Soc. Am.*, **32** (2) : 80-84.

NORRIS, A., 1894. — Observations on the New Zealand Glow-worm *Bolitophila luminosa*. *Entomologist's mon. Mag.*, **23** : 202-203.

NUR, A. & BEN AYRAHAM, Z., 1977. — Lost Pacifica continent. *Nature, Lond.*, **270** (5632) : 41-43.

NUR, A. & BEN AYRAHAM, Z., 1981. — Lost Pacifica Continent : a Mobilistic Speculation : 341-358. *In* Nelson, G. & Rosen, D. E. (*ed.*), *Vicariance Biogeography : A Critique*. New York, Columbia University Press, xvi + 593 pp.

OKADA, I., 1937a. — Beitrag zur Kenntnis der Fungivoriden-Fauna Japans IV : Macrocerinae (Dipt.). *Insecta matsum.*, **12** (1) : 19-27.

Source : MNHN, Paris

OKADA, I., 1937b. — Beitrag zur Kenntnis der Fungivoriden-Fauna Japans V : Lygistorrhininae (Dipt.). *Insecta matsum.*, **12** (1) : 45-48.

OKADA, I., 1938. — Beitrag zur Kenntnis der Ceroplatinen-Fauna Japans (Dipt., Fungivoridae). *Insecta matsum.*, **13** (1) : 17-31.

OSTEN SACKEN, C. R., 1878. — Catalogue of the described Diptera of North America. *Smithson. misc. Collns*, **270**, i-xlviii + 1-270.

OSTEN SACKEN, C. R., 1886. — A luminous insect larva in New Zealand. *Entomologist's mon. Mag.*, **22** : 133-134.

OSTEN SACKEN, C. R., 1891. — Suggestions towards a better grouping of certain families of the Order Diptera. *Entomologist's mon. Mag.*, **1891** : 35-39.

OSTEN SACKEN, C. R., 1892. — On the characters of the three divisions of Diptera : Nemocera vera, Nemocera anomala and Eremochaeta. *Berl. ent. Z.*, **37** (4) : 417-466.

OSTROVERCHOVA, G. P., 1979. — [*Fungus-gnats (Diptera, Mycetophilobidea) of Siberia*]. Tomsk, Izdat, Tomsk. Univ., 307 pp. [en russe].

OWEN, H. G., 1976. — Continental dispacement and expansion of the Earth during the Mesozoic and the Cenozoic. *Phil. Trans. R. Soc.* (A), **281** : 223-291.

OWEN, H. G., 1981. — Constant dimensions or an expanding Earth ? : 179-192. *in* Cocks, L. R. M., *ed., The Evolving Earth*. London, British Museum (Natural History) & Cambridge University Press, vii + 264 pp.

OWEN, H. G., 1983. — *Atlas of continental displacement. 200 million years to the present*. Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney, Cambridge University Press, x + 159 pp.

OWEN, W. B., 1977. — Morphology of the thoracic skeleton and muscles of the mosquito, *Culiseta inornata* (Williston), (Diptera : Culicidae). *J. Morph.*, **153** (3) : 427-460.

PAPAVERO, N., 1977. — The World Oestridae (Diptera), Mammals and Continental Drift. *Series ent.*, **14** : [i-viii] + 1-238.

PAPAVERO, N., 1978. — Family Keroplatidae (Ceroplatidae, incl. Macroceridae). *Catalogue Diptera Am. South of the U.S.*, **19C** : 1-22.

PATTERSON, C., 1981. — Methods of Paleobiogeography : 446-489. *In* Nelson, G. & Rosen, D. E. (*ed.*), *Vicariance Biogeography : A Critique*. New York, Columbia University Press, xvi + 593 pp.

PATTERSON, C., 1982. — Morphological characters and homology : 21-74. *In* Joysey, K. A. & Friday, A. E. (*ed.*), *Problems of Phylogenetic Reconstruction*. London, New York, Academic Press, ix + 442 pp.

PATTERSON, C. & ROSEN, D., 1977. — Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **158** : 81-172.

PECK, S. B. & RUSSEL, D. R., 1976. — Life history of the fungus gnat *Macrocera nobilis* in American caves (Diptera : Mycetophilidae). *Can. Ent.*, **108** : 1235-1241.

PERKINS, R. A., 1935. — " Glow-worms " and other insects collected at Numinbah, Nerang Valley, Easter Camp, Queensland Naturalist Club, 1935. *Qd Nat.*, **1935** : 84-85.

PERRAUDIN, J., 1961. — Recherches sur l'anatomie céphalique des larves de Bibionides et de Lycorides. *Trav. Lab. Zool. Stn aquic. Grimaldi Dijon*, **41** : 1-47.

PETERSON, A., 1916. — The head capsule and mouth parts of Diptera. *Illinois biol. Monogr.*, **3** : 1-62.

PETERSON, B. V., 1981. — Anisopodidae : 305-312. *In* McAlpine, J. F., Peterson B. V., Shewell, G. E., Teskey, H. J., Vockeroth, J. R. & Wood, D. M., *coord., Manual of Nearctic Diptera*, 1. Research Branch, Agriculture Canada Monograph n° 27, vi + 674 pp.

PIÉLOU, E. C., 1979. — *Biogeography*. New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Wiley & Sons, vii + 351 pp.

PEACHTER, H., 1979a. — Zur Kenntnis der Präimaginalstadien der Pilzmücken (Diptera, Mycetophiloidea). Teil I : Gespinstbau. *Zool. Jb. Anat.*, **101** : 168-266.

PEACHTER, H., 1979b. — Zur Kenntnis der Präimaginalstadien der Pilzmücken (Diptera, Mycetophiloidea). Teil II : Eidonomie der Larven. *Zool. Jb. Anat.*, **101** : 271-392.

PLACHTER, H., 1979c. — Zur Kenntnis der Präimaginalstadien der Pilzmücken (Diptera, Mycetophiloidea). Teil III : Die Puppen. *Zool. Jb. Anat.*, **101** : 427-455.

PEACHTER, H., 1981. — Chorionic structures of the eggshell of 15 fungus- and root-gnat species (Diptera : Mycetophiloidea). *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.*, **10** (1) : 43-63.

PLASSMANN, E., 1969. — *Die Fungivoriden des Naturschutzparkes Hoher Vogelsberg (Ein Beitrag zur Biologie. Ökologie und Taxonomie der Fungivoriden, sowie zur Kenntnis der Larven)*. Thèse, Giessen, 163 pp.

PLASSMANN, E., 1970. — Zur Taxonomie der Fungivoridae (Diptera). *Senckenberg. biol.*, **51** (5/6) : 393-400.

PEATNICK, N. I., 1976. — Concepts of Dispersal in Historical Biogeography. *Syst. Zool.*, **25** (3) : 294-295.

PLATNICK, N. I. & NELSON, G. J., 1978. — A Method of Analysis for Historical Biogeography. *Syst. Zool.*, **27** (1) : 1-16.

POLL, M., 1932a. — Contribution à l'étude des tubes de Malpighi des Coléoptères. Leur utilité en phylogénèse. *Recl Inst. zool. Torley-Rousseau*, **4** (1) : 47-80.

POLL, M., 1932b. — Note sur la fonction des tubes de Malpighi des Coléoptères. *Annls Soc. r. ent. Belg.*, **72** : 103-109.

PUGSLEY, C. W., 1983. — Literature review of the New Zealand glowworm. *Arachnocampa luminosa* (Diptera : Keroplatidae) and related cave-dwelling Diptera. *N. Z. Ent.*, **7** (4) : 419-424.

PUGSLEY, C. W., 1984. — Ecology of the New Zealand Glowworm. *Arachnocampa luminosa* (Diptera : Keroplatidae), in the Glowworm Cave, Waitomo. *Jl R. Soc. N. Z.*, **14** (4) : 387-407.

RAGE, J. C., 1988. — Histoire paléobiogéographique des Vertébrés terrestres depuis la fin du Paléozoïque, principaux événements. *C. R. Soc. Biogéogr.*, **64** (1) : 3-17.

RÉAUMUR, R. A. FERCHAULT de, 1740. — *Mémoires pour servir à l'Histoire des Insectes. Tome quatrième. Suite de l'Histoire des Mouches à deux ailes, et l'Histoire de plusieurs Mouches à quatre ailes, savoir, des Mouches à scies, des Cigales et des Abeilles*. Paris, Imprimerie Royale, (2) + XLIV + 728 pp., 38 pl.

REES, B. E. & FERRIS, G. F., 1939. — The morphology of *Tipula reesi* Alexander (Diptera : Tipulidae). *Microentomology*, **4** (6) : 143-178.

REISS, F., 1971. — Zum Kopulations-Mechanismus bei Chironomiden (Diptera). II. *Limnologica, Berlin*, **8** : 35-42.

REMM, K. Y., 1976. — Late Cretaceous biting midges (Diptera, Ceratopogonidae) from fossil resins of the Khatanga depression. *Paleont. J.*, 1976, 3 : 344-351.

REYMENT, R. A. & DINGLE, R. V., 1987. — Palaeogeography of Africa during the Cretaceous Period. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Paleoecol.*, **59** (1-3) : 93-116.

Source : MNHN, Paris

RICCARDI, A. C., 1987. — Cretaceous palaeogeography of southern South America. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeocol.*, **59** (1-3) : 169-195.

RICHARDS, A. M., 1960. — Observations on the New Zealand Glow-worm. *Arachnocampa luminosa* (Skuse) 1890. *Trans. R. Soc. N. Z.*, **88** (3) : 559-574, pl. 27-38.

RICHARDS, A. M., 1964. — The New Zealand Glow worm. *Stud. Speleol.*, **1** (1), 1963 (1964) : 38-41, pl. vi-vii.

RIDD, M. F., 1971. — South-East Asia as a Part of Gondwanaland. *Nature, Lond.*, **234** : 531-533.

ROBINEAU-DESVOIDY, J. B., 1830. — Essai sur les Myodaires. *Mém. près. div. Sav. Acad. Sci. Inst. Fr.*, **2** (2) : 1-813.

ROBINSON, V. A., 1974. — Geologic history of the Bass Basin. *J. Austr. Petr. Assoc.* (APEA), **14** (1) : 45-49.

ROHDENDORF, B. B., 1938. — [Insectes Diptères du Mésozoïque de Karatau. I. Brachycera et Nematocera part.]. *Trudy paleont. Inst.*, **7** (3) : 29-67 [en russe].

ROHDENDORF, B. B., 1946. — [Évolution de l'aile et phylogénèse des Diptères Nématocères Oligoneures (Diptera, Nematocera)]. *Trudy paleont. Inst.*, **13** (2) : 1-108 [en russe].

ROHDENDORF, B. B., 1961. — Ngue Angaben über das System der Dipteren. *Verh. XI. Int. Kongr. Ent., 1960, Wien*, **1** : 153-158.

ROHDENDORF, B. B., 1962. — (Ordre Diptera) *in* [*Fondements de la Paléontologie. Tracheata et Chelicerata*] : 307-344 [en russe].

ROHDENDORF, B. B., 1964. — [Le Développement historique des Diptères]. *Trudy paleont. Inst.*, **100** : 1-311 [en russe].

ROHDENDORF, B. B., 1974. — *The Historical Development of Diptera*. Edmonton, Alberta, University of Alberta Press, [xv] + 360 pp. [traduction anglaise de Rohdendorf, 1964].

RONDANI, C., 1856. — *Dipterologieae Italicae Prodromus*. Parma, Stoshi, 226 + [2] pp.

ROSEN, D. E., 1976. — A Vicariance Model of Caribbean Biogeography. *Syst. Zool.*, **24** (4), 1975 (1976) : 431-464.

ROSEN, D. E., 1978. — Vicariant Patterns and Historical Explanation in Biogeography. *Syst. Zool.*, **27** (2) : 159-188.

ROSKAM, J. C., 1977. — Biosystematic of insects living in female birch catkins. I. Gall midges of the genus *Semudobia* Kieffer (Diptera : Cecidomyiidae). *Tijdschr. Ent.*, **120** : 153-197.

ROSKAM, J. C., 1979. — Biosystematics of insects living in female birch catkins. II. Inquiline and predaceous gall midges belonging to various genera. *Neth. J. Zool.*, **29** : 283-351.

ROSS, H. H., 1953. — On the origin and composition of the Nearctic insect fauna. *Evolution*, **7** : 145-158.

ROSS, H. H., 1967. — The evolution and past dispersal of the Trichoptera. *Rev. Ent.*, **12** : 169-206.

SABROSKY, C. W., 1966. — Mounting Insects from Alcohol. *Bull. ent. Soc. Am.*, **12** (3) : 399.

SÆTHER, O. A., 1977. — Female genitalia in Chironomidae and other Nematocera : morphology, phylogenies, keys. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, **197** : 1-209.

SÆTHER, O. A., 1983. — The canalized evolutionary potential : inconsistencies in phylogenetic reasoning. *Syst. Zool.*, **32** (4) : 343-359.

SANTINI, L., 1980. — Contributo alla conoscenza dei Mycetophilidi italiani. I. Osservazioni preliminari sull'etologie di *Keroplatus testaceus* Dalm., *Cerotelion lineatus* F. (Diptera, Keroplatinae) e *Leptomorphus walkeri* Curtis (Diptera Sciophilinae). *Atti XIII Congr. Naz. Ital. Ent., Roma*, **II** : 469-471.

SANTINI, L., 1982. — Contributo alla conoscenza dei Mycetophilidi italiani. II. Osservazioni condotte in Toscana sull'etologia di *Keroplatus tipuloides* Bosc (Diptera, Mycetophilidae, Keroplatinae). *Frustula ent.*, N. S., **2** (15), 1979 (1982) : 151-174.

SASAKAWA, M., 1966. — Mycetophilidae of Taiwan (Diptera) I. Subfamily Keroplatinae. *Kontyû* : 208-214.

SASAKAWA, M. & TAMU, N., 1961. — Japanese Fungivoridae (Diptera) III. New or little-known fungus-gnats from the Tsushima Islands. *Scient. Rep. Kyoto prefect. Univ.*, **13** : 68-69.

SCHAEFFER, B., HECHT, M. K. & ELDREDGE, N., 1972. — Phylogeny and Paleontology. *Evolut. Biol.*, **6** : 31-46.

SCHLÜTER, T., 1978. — Zur Systematik und Palökologie harzkonservertier Arthropoda einer Taphozönose aus dem Cenomanian von NW-Frankreich. *Berliner geowiss. Abh.*, (A), **9** : 1-150, 13 pl.

SCHMALFUSS, H., 1979. — *Proceroplatus hennigi* n. sp., die erste Pilzmücke aus dem Dominikanischen Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung : Diptera, Mycetophiloidea, Keroplatidae). *Stuttg. Beitr. Naturk.*, Ser. B, **49** : 1-9.

SCHMITZ, H., 1913. — Biologisch-anatomisch Untersuchungen an einer Höhlenbewöhnenden Mycetophilidenlarve, *Polylepta leptogaster* Winnertz. *Naturwiss. Maandbl.*, **1912** (1913) : 65-96.

SCHUH, R. T. & STONEDAHL, G. M., 1986. — Historical biogeography in the Indo-Pacific : a cladistic approach. *Cladistics*, **2** (4) : 337-355.

SCHWARZBACH, M., 1961. — The Climatic History of Europe and North America : 255-291. *In* Nairn, A. E. M. (*ed.*), *Descriptive Palaeoclimatology*. New York, Insterscience Publishers, 380 pp.

SCLATER, J. G., PARSONS, B. & JAUPART, C., 1981. — Oceans and continents : similarities and differences in the mechanisms of heat loss. *J. Geophys. Res.*, **86** : 11535-11552.

SÉGUY, E., 1940. — Diptères Nématocères. (Fungivoridae, Lycoridae, Hesperinidae, Bibionidae, Scatopsidae, Phrynidae, Pachyneuridae, Blepharoceridae). *Faune Fr.*, **36** : 1-368.

SÉGUY, E., 1951. — Ordre des Diptères ; 449-744. *In* Grassé, P. P., *ed., Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie. Tome X. Insectes supérieurs et Hémiptéroïdes (premier fascicule)*, 975 pp.

SÉGUY, E., 1959. — Introduction à l'étude morphologique de l'aile des insectes. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Hist. Nat. Paris*, N. S., Sér. A, Zool., **21** : 1-248.

SÉGUY, E., 1967. — *Dictionnaire des termes techniques d'Entomologie élémentaire*. Paris, Lechevalier, 465 pp.

SENIOR-WHITE, R. A., 1922. — New Ceylon Diptera. (Part II). *Spalia Zeylan.*, **12** : 195-206.

SHAW, F. R., 1948a. — A new genus and species of fungus-gnats (Mycetophilidae). *Bull. Brooklyn ent. Soc.*, **43** : 94-96.

SHAW, F. R., 1948b. — A contribution to the phylogeny of the Mycetophilidae. *Ann. ent. Soc. Am.*, **41** : 189-199.

SHAW, F. R., 1952. — The External Anatomy of *Palaeoplatyura johnsoni* Joh. (Diptera-Mycetophilidae). *Trans. Am. ent. Soc.*, **78** (1) : 21-31, pl. iii.

SHAW, F. R. & SHAW, M. M., 1951. — Relationships of certain genera of fungus-gnats of the family Mycetophilidae. *Smithson. misc. Coltns*, **117** (3) : 1-23.

Source : MNHN, Paris

SHIELDS, O., 1979. — Evidence for initial opening of the Pacific ocean in the Jurassic. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, **26** : 181-220.

SHIELDS, O., 1983. — Trans-Pacific Biotic Links that Suggests Earth Expansion : 199-205. *In* Carey, S. W. (*ed.*), *The Expanding Earth : a Symposium*. Hobart, University of Tasmania, ix + 423 pp.

SHIMOMURA, O., JOHNSON, F. H. & HANEDA, Y., 1966. — Observations on the biochemistry of Luminescence in the New Zealand Glowworm. *Arachnocampa luminosa* : 487-494. *In* Johnson, F. H. & Haneda, Y., *ed., Bioluminescence in Progress*. Princeton, New Jersey, Princeton University Press.

SIMPSON, G. G., 1951. — The species concept. *Evolution*, **5** : 285-298.

SIMPSON, G. G., 1953. — *The major features of Evolution*. New York, Columbia University Press, 434 pp.

SIMPSON, G. G., 1961. — *Principles of Animal Taxonomy*. New York, Columbia University Press, xii + 247 pp.

SIMPSON, G. G., 1965. — *Collected essays : The geography of evolution*. Philadelphia, New York, Chilton Books, xiv + 249 pp.

SKUSE, F. A. A., 1888. — Diptera of Australia. Part III. The Mycetophilidae. *Proc. Lian. Soc. N. S. W.* (2), **3** : 1123-1222.

SKUSE, F. A. A., 1890. — Diptera of Australia. Nematocera. Supplement 2. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.* (2), **5** : 595-640.

SMITH, A. G. & BRIDEN, J. C., 1977. — *Mesozoic and Cenozoic Paleocontinental Maps*. Cambridge, London, New York, Melbourne, Cambridge University Press, 10 pp., 52 cartes.

SMITH, A. G., HURLEY, A. M. & BRIDEN, J. C., 1981. — *Phanerozoic paleocontinental world maps*. Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney, Cambridge University Press, 102 pp.

SNODGRASS, E., 1903. — The terminal abdominal segments of female Tipulidae. *Jl N. Y. ent. Soc.*, **11** : 177-183, 2 pl.

SNODGRASS, E., 1935. — *Principles of insect Morphology*. New York, McGraw Hill Book C°, vi + 667 pp.

SNODGRASS, E., 1947. — The insect cranium and the " Epicranial suture ". *Smithson misc. Collns*, **107** (7) : 1-52.

SNODGRASS, E., 1952. — *A text-book of Arthropod anatomy*. New York & London, Comstock Publ. Ass., x + 363 pp.

SPEIGHT, M. C. D., 1969. — The prothoracic morphology of Acalypterates (Diptera) and its use in systematics. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **121** (9) : 325-341.

SPEISER, P., 1913. — Beiträge zur Dipterenfauna von Kamerun. I. *Dt. ent. Z.*, **1913** : 131-146.

STACKELBERG, A. A., 1969a. — 19. [Fam.] Ceroplatidae : 258-261. *In* Bei-Bianko, G. Y., *ed.*, [*Clés de détermination des Insectes de la partie européenne de l'URSS*], 5 (1). Léningrad, « Nauka », 804 + [3] pp. [en russe].

STACKELBERG, A. A., 1969b. — 21. [Fam.] Macroceridae : 261-264. *In* Bei-Bianko, G. Y., *ed.*, [*Clés de détermination des Insectes de la partie européenne de l'URSS*], 5 (1), Léningrad, « Nauka », 804 + [3] pp. [en russe].

STAMMER, H. J., 1933. — Zur Biologie und Anatomie der leuchtenden Pilzmückenlarve von *Ceroplatus testaceus* Dalm. (Diptera, Fungivoridae). *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **26** (1-2) : 135-146.

STATZ, G., 1944. — Neue Dipteren (Nematocera) aus dem Oberoligocän von Rott. II. Familie : Fungivoridae (Pilzmücken). *Palaeontographica*, (A), **95** : 67-191, pl. xiii-xix.

STEENBERG, C. M., 1924. — Étude sur deux espèces de *Phronia* dont les larves se forment de leurs excréments une couche protectrice : la *Phronia strenua* Winn. et la *Phronia johannae* n. sp. (Diptera Nematocera). *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.*, **78** : 1-51.

STEFFAN, W. A., 1966. — A generic revision of the family Sciaridae (Diptera) of America North of Mexico. *Univ. Calif. Publs. Ent.*, **44** : 1-77.

STEFFAN, W. A., 1981. — Sciaridae : 247-255. *In* McAlpine, J. F., Peterson, B. V., Shewell, G. E., Teskey, H. J., Vockeroth, J. R. & Wood, D. M., *coord., Manual of Nearctic Diptera*. 1. Research Branch, Agriculture Canada Monograph n° 27, vi + 674 pp.

STEVENS, G. R., 1977. — Mesozoic biogeography of the Southwest Pacific and its relationship to plate tectonics : 309-326. *In International Symposium on Geodynamics in the Southwest Pacific*. Paris, Editions Technip.

STÖCKLIN, J., 1983. — Himalayan Orogeny and Earth Expansion : 119-130. *In* Carey, S. W. (*ed.*), *The Expanding Earth : a Symposium*, Hobart, University of Tasmania, ix + 423 pp.

STUBBS, A. & CHANDLER, P. (*ed.*), 1978. — A Dipterist's Handbook. *Amat. Ent.*, **15** : i-ix + 1-255.

STÜRM, H., 1973. — Fanggespinste und Verhalten der Larven von *Neoditomyia andina* und *N. colombiana* Lane (Diptera, Mycetophilidae). *Zool. Anz.*, **191** (1/2) : 61-86.

STURTEVANT, A. H., 1919. — A new species closely resembling *Drosophila melanogaster*. *Psyche*, Boston, **26** : 153-155.

ŠTYS, P., 1967. — Monograph of Malcinae, with reconsideration of morphology and phylogeny of related groups (Heteroptera, Malcidae). *Acta ent. Mus. natn. Pragae*, **37** : 351-516.

TASSY, P. (*coord.*), 1986. — *L'ordre et la diversité du vivant*. Paris, Fayard, Fondation Diderot, 289 pp.

TERMIER, H. & TERMIER, G., 1952. — Traité de géologie (1er vol.) : *Histoire géologique de la Biosphère (Lo vie et les sédiments dans les géographies successives)*. Paris, Masson et C°, 721 pp., 8 pl. h.-t., 35 cartes coul.

TERMIER, H. & TERMIER, G., 1979. — *Histoire de la terre*. Paris, Presses Universitaires de France, 430 pp.

TESKEY, H. J., 1981. — Morphology and terminology — Larvae : 65-88. *In* McAlpine, J. F., Peterson, B. V., Shewell, G. E., Teskey, H. J., Vockeroth, J. R. & Wood, D. M., *coord., Manual of Nearctic Diptera*, 1. Research Branch, Agriculture Canada Monograph n° 27, vi + 674 pp.

THINÈS, G. & TERCAFS, R., 1972. — *Atlas de la vie souterraine. Les animaux cavernicoles*. Paris, Boubée, 161 pp.

THOMPSON, F. C., 1975. — Notes on the genus *Lygistorrhina* Skuse with the description of the first nearctic species (Diptera : Mycetophiloidea). *Proc. ent. Soc. Wash.*, **77** (4) : 434-445.

THOMSON, M. R. A., 1981. — Mesozoic ammonite faunas of Antarctica and the break-up of Gondwana : 269-275. *In* Cresswell, M. M. & Vella, P. (*ed.*), *Gondwana Five. Selected papers and abstracts of papers presented at the Fifth International Gondwana Symposium*. Rotterdam, Balkema, x + 339 pp.

THOMSON, M. R. A., 1983. — Antarctica : 391-422. *In* : Moullade, M. & Nairn, A. E. M. (*ed.*), *The phanerozoic geology of the world II. The mesozoic. B*. Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo, Elsevier, x + 450 pp.

TILLIER, S., 1986. — Reconstruction des phylogénies et théorie de l'évolution : 205-213. *In* Tassy, P. (*coord.*),

Source : MNHN, Paris

L'ordre et la diversité du vivant. Paris, Fayard, Fondation Diderot, 289 pp.

TILLYARD, R. J., 1918. — The Panorpoid complex, Part 2, the wing trichiation and its relationships to the general scheme of venation. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, **43** : 626-657.

TILLYARD, R. J., 1919. — The Panorpoid complex, Part 3 : the wing-venation. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, **44** : 533-718.

TOLLET, R., 1955. — Mycetophilidae (Diptera) nouveaux du Congo belge. I. Keroplatinae. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, **31** (45) : 1-23.

TONNOIR, A. L. & EDWARDS, F. W., 1927. — New Zealand fungus-gnats (Diptera, Mycetophilidae). *Trans. N. Z. Inst.*, **57** : 747-878, pl. 58-80.

TRIFOURKIS, S., 1977. — *The Bionomics and Taxonomy of the larval Mycetophilidae and other fungicolous Diptera*. PhD thesis, North East London Polytechnics, 732 pp. [document ronéot. non publié].

TSACAS, L. & BOCQUET, Ch., 1976. — L'espèce chez les Drosophilidae. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **39** : 203-247.

TUOMIKOSKI, R., 1957. — Beobachtungen über einige Sciariden (Dipt.), deren Larven in faulem Holz oder unter der Rinde abgestorbener Bäume Leben. *Suomen hyönt. Aikak.*, **23** (1) : 3-35.

TUOMIKOSKI, R., 1960. — Zur Kenntnis der Sciariden (Dipt.) Finnlands. *Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. « Vanamo »*, **21** (4) : 1-164.

TUOMIKOSKI, R., 1961. — Zur Systematik der Bibionomorpha (Dipt.). *Suomen hyönt. Aikak.*, **27** (2) : 65-69.

TUOMIKOSKI, R., 1966a. — Generic taxonomy of the *Exechtini* (Dipt., Mycetophilidae). *Suomen hyönt. Aikak.*, **32** (2) : 159-194.

TUOMIKOSKI, R., 1966b. — On the subfamily Manotinae Edw. (Dipt., Mycetophilidae). *Suomen hyönt. Aikak.*, **32** (3) : 211-223.

TUOMIKOSKI, R., 1966c. — Systematic position of *Lygistorrhina* Skuse (Diptera, Mycetophiloidea). *Suomen hyönt. Aikak.*, **32** (3) : 254-260.

TUXEN, S. L., 1978. — Protura (Insecta) and Brazil During 400 Million Years of Continental Drift. *Stud. Neotrop. Fauna Environm.*, **13** : 23-50.

TYSON, R. V. & Funnel, B. M., 1987. — European Cretaceous shorelines, stage by stage. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, **59** (1-3) : 69-91.

UDVARDY, M. D. F., 1969. — *Dynamic Zoogeography with Special Reference to Land Animals*. New York, Cincinnati, Toronto, London, Melbourne, Van Nostrand Reinhold, xviii + 445 pp.

UDVARDY, M. D. F., 1981. — The Riddle of Dispersal : Dispersal Theories and How they Affect Vicariance Biogeography : 6-29. *In* Nelson, G. & Rosen, D. E. (*ed.*), *Vicariance Biogeography : A Critique*. New York, Columbia University Press, xvi + 593 pp.

VÄISÄNEN, R., 1984. — A monograph of the genus *Mycomya* Rondani in the Holarctic region (Diptera, Mycetophilidae). *Acta Zool. Fenn.*, **177** : 1-346.

VALA, J.-C., 1989. — Diptères Sciomyzidae euro-méditerranéens. *Faune Fr.*, **72** : i-ii + 1-300, 9 pl. h.-t. + add.

VAN BEMMELEN, R. W., 1949. — *The Geology of Indonesia*. Vol. Ia. *General Geology of Indonesia and adjacent archipelagoes* (...). The Hague, Government Printing Office, xxiii + 732 pp.

VENTURI, F., 1970. — *Epidapulus ruffoi* n. gen. n. sp. Nuovo Micetofilide attero (Diptera). *Memorie Mus. civ. Stor. nat. Verona*, **18** : 283-294.

VOCKEROTH, J. R., 1969. — A revision of the genera of the *Syrphini* (Diptera : Syrphidae). *Mem. Ent. Soc. Can.*, **62** : 1-176.

VOCKEROTH, J. R., 1972. — A new Nearctic genus of Mycetophilidae (Diptera) with a stenopterous female. *Can. Ent.*, **104** : 1529-1533.

VOCKEROTH, J. R., 1976. — The species of *Macrocera nobilis* group in the holarctic region (Diptera : Mycetophilidae). *Can. Ent.*, **108** : 1229-1233.

VOCKEROTH, J. R., 1980. — New genera and species of Mycetophilidae (Diptera) from the Holarctic region, with notes on other species. *Can. Ent.*, **112** : 529-544.

VOCKEROTH, J. R., 1981. — Mycetophilidae : 223-246. *In* McAlpine, J. F., Peterson, B. V., Shewel, G. E., Teskey, H. J., Vockeroth, J. R. & Wood, D. M., *coord., Manual of Nearctic Diptera*, 1. Research Branch, Agriculture Canada Monograph n° 27, vi + 674 pp.

VUILLEUMIER, F., 1978. — Qu'est-ce que la Biogéographie ? *C. r. Séanc. Soc. Biogéogr.*, 54e année, n° 470-478, juin 1978 : 41-66.

WAHLBERG, P. F., 1839. — Merkwürdiger Instinkt und Lichtentwickung bei einer Schwedischen Mückenart. *Stettin. ent. Ztg*, **10 Jahr.**, n° 4 : 120-123.

WALLACE, A. R., 1863. — On the physical geography of the Malay Archipelago. *Jl R. geogr. Soc.*, **33** : 217-234.

WEGENER, A., 1915. — *Die Enstehung der Kontinente und Ozeane*. Braunschweig, Wieweg & Sohn, viii + 144 pp.

WEGENER, A., 1937. — *La génèse des continents et des océans*. Paris, Niget & Bastard, 236 pp.

WEIJERMARS, R., 1986. — Slow but not fast global expansion may explain the surface dichotomy of Earth. *Phys. Earth Planet. Inter.*, **43** (1) : 67-89.

WEISSEL, J. K. & HAYES, D. E., 1972. — Magnetic anomalies in the southeast Indian Ocean. *Antarctic Res. Ser. Washington*, **19** : 165-196.

WENSLER, R. D. J. & REMPEL, J. G., 1962. — The morphology of the male and female reproductive systems of the midge, *Chironomus plumosus* L. *Can. J. Zool.*, **40** : 199-229.

WEST, R. M. & DAWSON, M. R., 1978. — Vertebrate paleontology and the cenozoic history of the North Atlantic region. *Polarforschung.*, **48** (1-2) : 103-119.

WEST, R. M., DAWSON, M. R. & HUTCHINSON, J., 1977. — Fossils from the Paleogene Eureka Sound Formation, N. W. T., Canada : Occurence, climate and paleogeographic implications. *In* West, R. M. (*ed.*), Paleontology and Plate Tectonics. *Milwaukee Mus. Spec. Publ. Biol. Geol.*, **2** : 77-93.

WESTWOOD, J. O., 1849. — Diptera nonnulla exotica descripta. *Trans. ent. Soc. Lond.*, **5** : 231-236.

WHEELER, W. H. & WILLIAMS, F. X., 1915. — The luminous organ of the New Zealand glow-worm. *Psyche*, Camb., **22** : 36-43.

WHITE, M. J. D., 1949. — Cytological evidence on the phylogeny and classification of the Diptera. *Evolution*, **3** : 252-261.

WHITE, M. J. D., 1973. — *Animal cytology and evolution* (3rd ed.). Cambridge University Press, viii + 961 pp.

WHITTEN, J. M., 1960. — The tracheal system as a systematic character in larval Diptera. *Syst. Zool.*, **8** : 130-139.

WIGGLESWORTH, V. B., 1972. — *The principles of Insect Physiology*. 7th ed., London, Chapman & Hall, viii + 827 pp.

WILEY, E. O., 1978. — The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.*, **27** : 17-26.

Source : MNHN, Paris

WILEY, E. O., 1981. — *Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Wiley & Sons, xv + 439 pp.

WILLIAMS, W. D., 1974. — Introduction : 3-15. *In* Williams, W. D. (*ed.*), Biogeography and ecology in Tasmania. *Monographiae biol.*, **25** : [x] + 1-498.

WILLISTON, S. W., 1896. — On the Diptera of St Vincent (West Indies). *Trans. ent. Soc. Lond.*, **1896** : 253-446.

WILLISTON, S. W., 1900. — Supplement [part.] : 217-248. *In* Godman, F. D. & Salvin, O., *ed., Biologia Centrali-Americana, Zoologia — Insecta — Diptera*, 1. London, 378 pp.

WINDLEY, B. F., 1984. — *The Evolving Continents* (2nd ed.). Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore, Wiley & Sons, xx + 399 pp.

WINNERTZ, J., 1863. — Beitrag zu einer Monographie der Pilzmücken. *Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, **13** (Abhandl) : 637-964, 4 pl.

WINTERBOURN, M. J., 1980. — The freshwater insects of Australasia and their affinities. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, **31** : 235-249.

WOLFE, J. E., 1975. — Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Tertiary. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **62** : 264-279.

WOOD, D. M., 1981a. — Axymyiidae : 209-212. *In* McAlpine, J. F., Peterson, B. V., Shewell, G. E., Teskey, H. J., Vockeroth, J. R. & Wood, D. M., *coord., Manual of Nearctic Diptera*, 1. Research Branch, Agriculture Canada Monograph n° 27, vi + 674 pp.

WOOD, D. M., 1981b. — Pachyneuridae : 213-216. *In* McAlpine, J. F., Peterson, B. V., Shewell, G. E., Teskey, H. J., Vockeroth, J. R. & Wood, D. M., *coord., Manual of Nearctic Diptera*, 1. Research Branch, Agriculture Canada Monograph n° 27, vi + 674 pp.

YOUNG, B. P., 1921. — Attachment of the abdomen to the thorax in Diptera. *Mem. Cornell Univ. agric. Exp. Stn*, **44** : 255-306, pl. 9-32.

ZAITSEV, A. I., 1982a. — [Dipterans of the genus *Acnemia* Winn. (Mycetophilidae) of the Holarctic fauna, 1]. *Zool. Zh.*, **61** (5) : 707-715 [en russe, résumé anglais].

ZAITSEV, A. I., 1982b. — [Dipterans of the genus *Acnemia* Winn. (Mycetophilidae) of the Holarctic fauna, 2]. *Zool. Zh.*, **61** (6) : 867-874 [en russe, résumé anglais].

ZAITSEV, A. I., 1982c. — [*Mycètophilides holarctiques du genre Sciophila* Meig. (Diptera, Mycetophilidae)]. [publ. Institut de Morphologie et d'Écologie animale, Académie des Sciences de l'URSS]. Moscou, Nauka, 76 pp. [en russe].

ZAITSEV, A. I., 1983a. — [Anatomie du tractus digestif des larves de Mycétophiloïdes (Diptera, Mycetophiloidea), en relation avec leur spécialisation trophique]. *Biol. Nauki*, **1983** (4) : 38-43 [en russe].

ZAITSEV, A. I., 1983b. — [A review of the Holarctic species of the genus *Monoclona* Mik (Diptera, Mycetophilidae)]. *Ent. Obozr.*, **62** (3) : 620-627 [en russe].

ZAITSEV, A. I., 1984. — [A review of species of the subgenus *Brachycampta* (Diptera, Mycetophilidae) of the Holarctic fauna]. *Zool. Zh.*, **63** (10) : 1503-1515 [en russe, résumé anglais].

ZINSMEISTER, W. J., 1987. — Cretaceous palaeogeography of Antarctica. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Paleoecol.*, **59** (1-3) : 197-206.

ZWICK, P., 1977. — Australian Blephariceridae (Diptera). *Austr. J. Zool.*, suppl. ser. n° 46 : 1-121.

Source : MNHN, Paris

ANNEXE

On trouvera ci-après les matrices des caractères étudiés lors des analyses phylogénétiques des différents taxa pris en compte dans cet ouvrage ; ils ne figurent pas tous dans les cladogrammes, et n'ont parfois pas été discutés dans le texte. Les signes conventionnels sont les suivants :

+ : état apomorphe du caractère.
0 : état plésiomorphe du caractère.
V : état variable dans le taxon envisagé.
? : état de caractère n'ayant pu être examiné chez le taxon en question.
ε : état faiblement apomorphe du caractère (par rapport aux autres taxa de la matrice). Exemple : dans la matrice 1, caractère 19, les *Chiasmoneura* ont les antennes relativement allongées (ε), un peu plus que dans les autres genres (0), mais moins que chez *Macrocera* (+).
— : état ne pouvant exister chez certains des taxa de la matrice en question. Exemple : dans la matrice 1, caractère 7, les *Macrocerini* (genres A à J) n'ont pas de zone membraneuse occipitale (6), celle-ci étant une autapomorphie des *Robsonomyiini* (genres K à N) ; il n'y a pas lieu de remplir pour eux la ligne 7.

MATRICE 1

Caractères étudiés lors de l'analyse phylogénétique de la sous-famille des Macrocerinae.
A : *Macrocera* ; B : *Paramacrocera s. str.* ; C : *P. (Freemaniola)* ; D : *Chiasmoneurella* ; E : *Chiasmoneura s. str.* ; F : *Ch. (Prochiasmoneura)* ; G : *Ch. (Synesostyla)* ; H : *Angazidzia* ; I : *Vockerothia* ; J : *Hesperodes* ; K : *Kelneria* ; L : *Micrepimera* ; M : *Robsonomyia* ; N : *Srilankana.*

	A B C D E F G H I J K L M N
1. Ciliation discale du cérébral	0 0 0 0 + + + 0 0 0 0 0 0 0
2. Ciliation marginale du cérébral	0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0
3. Forme du cérébral	0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0
4. Sillon cérébral	+ 0 0 0 + + + + + 0 0 + 0 0
5. Zone membraneuse occipito-frontale	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + + +
6. Zone membraneuse occipito-oculaire	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + +
7. Étendue zone occipito-oculaire	— — — — — — — — — — 0 + 0
8. Développement du front	0 0 0 0 0 0 0 0 + + 0 0 0 0
9. Forme du front	— — — — — — — — 0 + — — — —
10. Extension dorsale du front	— — — — — — — — + 0 — — — —
11. Hauteur de la face	0 + + 0 0 0 0 0 0 0 0 + +
12. Séparation en deux de la face	0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
13. Longueur de la trompe	0 0 0 0 + 0 0 0 + 0 0 + + 0
14. Pilosité oculaire	0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0
15. Émargination oculaire	0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0
16. Nombre d'ocelles	0 0 0 0 0 0 0 0 + + 0 0 0 +
17. Calus ocellaires	0 0 0 0 + + + + — — 0 0 0 —
18. Forme du scape antennaire	+ 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
19. Longueur du flagelle antennaire	+ 0 0 0 ε ε ε 0 0 0 0 0 0 0
20. Nombre de flagellomères	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0
21. Réduction et angle derniers flagellomères	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0
22. Apiculation dernier flagellomère	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0
23. Réduction longueur des flagellomères	0 + + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
24. Macrochètes antennaires	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 + 0
25. Réduction du dernier palpomère	0 0 + + 0 0 0 + 0 0 0 0 + +
26. Réduction de tous les palpomères	0 0 + + 0 0 0 0 0 0 0 0 + +
27. Forme du calus huméral	0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0
28. Pilosité scutale	0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0
29. Longueur des soies scutales	0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0
30. Perte des soies acrosticales	0 0 0 + + + + + 0 0 0 + 0 0
31. Ciliation scutellaire	0 0 0 0 + + + + 0 0 0 0 0 0
32. Étendue zone membr. sous-scutellaire	+ 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
33. Longueur du médiotergite	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + + +
34. Longueur et angle apical médiotergite	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0
35. Bande pleurale luisante	V 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0
36. Croissance dorsale anépisterne	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0
37. Partie dorsale anépisterne	0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0
38. Réduction partie dors. anépisterne	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0
39. Absence partie ventr. anépisterne	0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 + 0 +
40. Rétrécis. partie ventr. anépisterne	0 0 0 + + + + + — 0 0 — 0 —
41. Forte sinuosité suture médiopleurale	0 0 0 0 0 0 0 + + 0 0 0 0
42. Sinuosité suture médiopleurale	+ + + + + + + + + + 0 0 0
43. Forte oblicité du latérotergite	0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
44. Oblicité du latérotergite	0 0 + 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0
45. Forte largeur du métépisterne	0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
46. Largeur du métépisterne	+ + + + + + + + + + 0 0 0
47. Coloration alaire	ε 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0
48. Longueur de la costale	0 0 0 0 + + + 0 0 0 0 0 0 0

Source : MNHN, Paris

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N
49. Apex costale/R5	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	
50. Longueur de Sc	0	+	0	+	+	+	+	+	+	0	0	0	+	+
51. Sc se terminant sur R	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0
52. Sc libre à l'apex	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	+	
53. Sc2 absente	0	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	+	+	
54. Brièveté de R1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+	+	
55. Effacement de Rs	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0
56. R4 absente	0	0	0	0	+	+	+	+	0	0	0	+	+	0
57. Longueur de R5	0	0	0	0	+	+	+	+	0	0	0	+	+	+
58. Réduction de la base de M	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	x	0	+	0
59. Base de M absente	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0
60. Capture de M par Rs	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	+
61. Effacement partiel de tb et mcu	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+	+	+
62 tb absente	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+
63. Effacement pétiole base fourche médiane	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0
64. Effacement de la base de M4	0	+	+	+	+	+	+	+	0	0	+	+	+	+
65. Courbure apicale de Cu1b	0	0	0	0	0	+	+	+	0	0	0	0	0	0
66. Interruption apicale de A1	0	+	0	0	0	+	0	0	0	+	+	0	0	
67 Angle apical de A1	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0	
68 Affaiblissement général de A1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	
69 Dénudation dorsale de Sc	0	0	0	0	0	0	+	0	+	+	+	+	+	
70. Dénudation ventrale de Sc	+	0	0	0	+	+	+	+	+	0	+	+	+	+
71 Dénudation ventrale de R1	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	+	+	+
72. Dénudation ventrale de R4+5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+	+
73. Dénudation dorsale de R4	0	0	0	0	—	—	—	—	0	+	0	—	—	+
74. Dénudation ventrale de R4	V	0	0	0	—	—	—	—	0	+	0	—	—	0
75. Dénudation ventrale de R5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+	+
76. Dénudation dorsale de M1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+
77. Dénudation ventrale de M1	+	0	0	0	+	V	+	+	0	+	0	+	+	+
78. Dénudation dorsale de M2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+
79 Dénudation ventrale de M2	+	0	0	0	0	0	+	0	+	0	+	+	+	+
80. Dénudation dorsale de M4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+
81. Dénudation dorsale de Cu1b	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+
82. Dénudation ventrale de Cu1b	+	+	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
83. Dénudation dorsale de Cu2	+	+	0	+	+	0	+	+	+	+	+	+	+	+
84 Dénudation ventrale de Cu2	+	0	+	0	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+
85. Dénudation dorsale de A1	+	0	0	0	0	0	0	0	+	0	+	0	+	
86. Dénudation ventrale de A1	+	0	0	0	0	0	+	0	+	+	0	0	0	
87. Macrotriches membrane alaire	V	0	+	+	0	0	0	+	+	+	+	+	+	
88. Ouverture angle anal	0	+	+	0	0	0	0	0	+	0	0	+	+	+

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N
89. Pubescence des hanches	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0		
90. Élargissement dorsal des hanches	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0
91. Pas de soies coxales postérieures	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+	+	+	
92. Développement peignes tibiaux ant.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0		
93. Complexité zone sensorielle tibia 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	–	0	0	0	
94 Réduction des éperons tibiaux	+	0	0	+	+	+	+	+	+	0	0	+	0	+
95. Absence de macrochètes tibiaux	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	+	+	+	+
96. Au moins 1 rangée régulière de microchètes tibiaux	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	+
97. Tous les microchètes en rangées régulières	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	–	0
98. Longueur du protarse 1	0	0	0	0	+	+	0	0	0	0	+	?	0	0
99 Réduction des pulvilles	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+	0	0	0	0
100. Pilosité abdominale	0	0	0	0	0	0	0	0	–	0	0	0	0	
101. ♂ : télescopage complet segment VIII	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	
102 ♂ : télescopage partiel segment VIII	0	0	0	0	+	+	+	—	0	0	+	0	0	
103. ♂ : apophyses basales T IX	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	
104 ♂ : apodèmes basaux T IX	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
105. ♂ : processus latéraux T IX	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	
106. ♂ : taille T IX	0	V	+	x	0	+	0	+	0	+	0	0	+	
107. ♂ : T IX divisé en sclérites	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0		
108 ♂ : rétrécissement des cerques	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	
109. ♂ : largeur du pont périgonostylaire	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	+	+		
110. ♂ : taille et orientation des apodèmes gonocoxaux	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	
111. ♂ : base faces dorsale synsclérite	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	
112. ♂ : dépression sagittale synsclérite	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	
113. ♂ : processus latéraux synsclérite	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	
114. ♂ : zone membraneuse synsclérite	0	0	+	c	+	+	0	0	+	0	0	0	0	
115. ♂ : aplatissement des gonostyles	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	
116. ♂ : réduction des gonostyles	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0
117. ♂ : forme pointue des gonostyles	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	
118 ♂ : concavité et lobes gonostyles	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	
119. ♂ : digitations des gonostyles	0	0	0	0	+	0	+	0	0	0	+	+		
120. ♂ : insertion des gonostyles	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0		
121. ♂ : membranisation du distiphallus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	0	0	
122. ♂ : allongem. et dévis. apodème éjac.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0		
123. ♀ : invagination du T VIII	0	?	?	?	0	0	0	0	?	–	?	?	?	?
124. ♀ : invagination et désclérif. T IX	0	?	?	?	0	0	0	+	?	0	?	?	?	?
125. ♀ : membranisation totale T IX	0	?	?	?	0	0	0	0	?	+	?	?	?	?

Source : MNHN, Paris

MATRICE 2

Caractères étudiés lors de l'analyse phylogénétique du genre *Chiasmoneura*.
A : *bougainvillei*; B : *collessi*; C : *milligani*; D : *fenestrata*; E : *bipunctata*; F : *flavicoxa*; G : *pulchella*; H : *tripunctata*; I : *vittata*; J : *marcellae*; K : *stylata*; L : *tsacasi*; M : *concinna*; N : *cyclophora*; O : *quinquemaculata*; P : *anthracina*.

	A B C D E F G H I J K L M N O P
1. Émargination oculaire	0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + + 0 0 0 0
2. Ocelle médian	+ + + + + + + + + 0 0 0 0 0 0 0
3. Longueur trompe	+ 0 + + + + + + + 0 0 0 0 0 0 0
4 Base des antennes ♂	0 + 0 0 + + ? + + 0 0 0 + + + +
5. Base des antennes ♀	? 0 ? ? ? + 0 ? + ? 0 ? 0 0 ? 0
6. Coloration antennaire	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + + +
7. Taille soies scutales	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + + +
8 Présence bandes scutales	0 0 0 0 0 + + + + 0 0 0 0 0 0 0
9. Couleur bandes scutales	— — — — 0 + + + — — — — — — —
10. Presence bande pleurale	0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + + 0 0 0 0
11 Oblicité latérotergite	+ + + + + + + + + 0 0 0 0 0 0 0
12. Longueur sous-costale	+ + 0 0 + + + + + 0 0 0 0 + + 0
13 Terminaison sous-costale	+ 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0
14 Longueur fusion radiomédiane	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + 0
15 Effacem. part. pétiole fourche méd.	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 + +
16 Effacem. total pétiole fourche méd.	— — — — — — — — — — — 0 0 0 +
17. Effacement base de M2	+ 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 +
18. Raccourcissement anale	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 + +
19 Interruption transverse basale	0 + 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0
20. Ciliation ventrale M2 et M4	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + + +
21. Coloration ensemble de l'aile	0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 + + +
22. Bande médiane très définie	— — — — — — — — — — — + + + +
23. Bande médiane jusqu'à la costale	— — — — — — — — — — — + + + 0
24. Interruption médiane bande cost.	— — — — — — — — — — — + + 0 +
25. Couleur lobe anal	— — — — — — — — — — — + + 0 0
26. Tache ronde très définie entre M2 M4	— — — — — — — — — — — + + + 0
27. Bande supplémentaire brun-jaune	— — — — — — — — — — — 0 0 + 0
28. Nombre taches alaires blanches	+ + + 0 + + + 0 0 + — — — —
29. Soies coxales externes TH	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + 0
30. Réduction protarse 1	+ + + + + + + + + + + + 0 0 0 0
31. Réduction prononcée protarse 1	0 0 0 0 + 0 + 0 0 0 0 0 — — — —
32. ♂ : tergite IX, forme	0 0 0 0 0 0 ? 0 ? 0 0 0 + 0 0 0
33. ♂ : présence processus gonocoxaux	0 0 0 0 0 0 ? 0 ? + + + 0 0 0 0
34 ♂ : taille processus gonocoxaux	— — — — — ? — ? — + + — — — —
35. ♂ : taille aire membr. gonocoxale	+ + + + 0 0 ? 0 ? + + + + + + +
36. ♂ : grande taille aire membr. gonocoxale	+ + + + — — ? — ? 0 0 + 0 0 0 +
37. ♂ : présence bosse gonocoxale	0 0 0 0 0 0 ? 0 ? 0 0 0 + + + +
38. ♂ : étendue bosse gonocoxale	— — — — — ? — ? — — — 0 + 0 0
39. ♂ : gonostyles bi- ou trilobés	0 0 0 0 0 0 ? 0 ? + + + 0 0 0 0
40. ♂ : gonostyles branchus	0 0 0 0 + + ? + ? — — — 0 0 0 0
41. ♂ : gonostyles à trois branches	— — — — + 0 ? 0 ? — — — — — —
42 ♂ : gonost. avec brosse de soies	0 0 0 0 0 0 ? 0 ? 0 + + 0 0 0 0
43. ♀ : réduction du tergite X	? + ? + ? 0 0 ? 0 ? ? ? 0 ? ? 0
44 ♀ : nombre de spermathèques	? + ? + ? + ? ? + ? ? ? ? + ? ? 0

MATRICE 3

Caractères étudiés lors de l'analyse phylogénétique du genre *Cerotelion*.
A : *pendleburyi*; B : *lineatum*; C : *racovitzai*; D : *johannseni*; E : *funereum*; F : *flavicorne*; G : *bimaculatum*; H : *leucoceras*; I : *hudsoni*; J : *tapleyi*.

	A B C D E F G H I J
1 Distance ocelles externes/eml	0 0 0 0 + + + + + +
2. Apicule antennaire	? 0 0 0 + + + + + +
3. Coloration antennaire	0 0 0 0 0 0 + + 0 0
4 Longueur trompe	+ 0 + 0 + + + + + +
5. Longueur médiotergite	0 + + 0 0 0 0 0 0 0
6. Ciliation médiotergite	+ + + 0 + + + + + +
7. Longueur protarse 1	+ + + + + + 0 0 0 0
8 Disposition microchètes tibiaux apicaux	0 + + + 0 0 0 0 0 0
9. Ciliation hanches II (moitié)	+ 0 0 0 + + + + + +
10. Ciliation hanches II (quart)	+ — — — 0 0 0 0 0 0
11. Zone sensorielle tibia 1	+ 0 + + ε ε + + +
12. Longueur Sc (avant apex cellule basale)	0 0 0 0 0 0 0 0 + +
13. Longueur Sc (niveau apex)	0 + + + + + + + — —
14. Présence Sc2	+ + + + 0 0 + + + +
15. Longueur R1 (< 0,63)	0 0 0 0 + + + + + +
16. Longueur R4	+ + + + ε ε 0 0 0 0

Source : MNHN, Paris

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
17. Longueur fusion radiomédiane	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0
18 Longueur pétiole fourche médiane	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19. Longueur anale	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20 Coloration apex alaire	0	+	+	0	+	+	+	+	+	ε
21. Présence tache submédiane	0	+	ε	0	+	+	+	+	+	ε
22 ♂ : apex tergite IX	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0
23. ♂ : base tergite IX	+	+	+	+	0	0	+	ε	0	0
24. ♂ : aplatissement cerques	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0
25. ♂ : sclérite additionnel entre cerques	0	0	0	0	0	+	+	0	0	
26. ♂ : hypoprocte allongé et fourchu	0	0	0	0	+	+	0	0	0	
27 ♂ : longueur branches hypoprocte	—	—	—	—	0	+	–	—	—	—
28. ♂ : modification soies hypoproctales	0	0	0	0	0	+	0	0	0	
29. ♂ : enrochement apical hypoprocte	+	+	+	+	—	0	0	0		
30. ♂ : élargissement dorsoventral hypoprocte	0	0	0	—	—	+	+	+		
31. ♂ : longueur tube gonocoxal	+	+	0	+	+	+	+	+	+	
32 ♂ : fort rétrécissement tube gonocoxal	+	0	—	0	0	0	0	0	0	
33. ♂ : zone sétifère hérissée sur gonocoxites	0	0	0	0	0	0	+	+	+	

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
34 ♂ : disparition denticules apicaux intermédiaires	+	0	0	0	ε	+	0	0	+	
35. ♂ : courbure des gonostyles	0	0	0	0	0	0	+	+	+	
36. ♂ : apodèmes gonocoxaux élargis et sclérifiés	0	0	0	0	0	+	0	0	0	
37. ♂ : longueur édéage	+	+	+	+	0	0	0	0	0	
38 ♂ : sclérification distiphallus	+	+	+	+	0	0	0	0	0	
39. ♂ : cornes apicales paramères dorsaux	0	0	0	0	0	0	+	+	+	
40. ♂ : longueur cornes apicales paramères dorsaux	—	—	—	—	—	—	—	+	0	+
41. ♂ : présence pointes apicales	+	+	+	+	0	0	0	0	0	
42. ♂ : pointes apicales grandes ou très grandes	+	0	+	–	—	—	—	—	—	
43. ♂ : pointes apicales très grandes	0	—	0	+	–	—	—	—	—	
44 ♂ : des lobes auriculaires préapicaux	+	0	0	0	0	0	0	0	0	
45. ♂ : sclérification paramères dorsaux	0	0	0	0	0	0	+	0	0	
46 ♂ : jonction paramères dorsaux et ventraux	0	0	0	0	+	+	+	+	+	
47 ♂ : prolongement basal paramères ventraux	0	0	0	0	0	+	+	+	+	
48 ♂ : sclérification apodème éjaculateur	0	0	0	0	+	+	+	+	+	
49. ♂ : forte sclérification apodème éjaculateur	—	—	—	—	0	0	0	+	0	

MATRICE 4

Caractères étudiés lors de l'analyse phylogénétique du genre *Euceroplatus*.
A : *hutsoni* ; B : *fascipennis* ; C : *paucimaculatus* ; D : *rivalis* ; E : *gressitti* ;
F : *officiosus* ; G : *bistylus* ; H : *notaticoxa* ; I : *cantrelli*.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
1. Ocelle médian	0	0	0	+	+	+	+	0	0
2. Taille ocelles latéraux	0	0	0	+	+	+	+	0	0
3. Distance ocelles latéraux/marge oculaire	0	0	+	0	0	0	0	0	0
4. Ciliation clypéale	+	+	0	0	0	0	0	0	0
5. Ciliation faciale	+	+	+	+	0	0	+	+	+
6 Sillon frontal	+	0	ε	0	0	0	0	ε	+
7. Ciliation disque scutellum	+	+	0	+	+	+	+	0	0
8. Ciliation anépisterne	+	+	+	0	0	+	0	+	+
9. Coloration alaire (bandes alternées)	+	+	0	0	0	0	0	0	0
10. Coloration alaire (taches diffuses)	—	—	+	0	0	0	0	0	0
11. Lobe anal	0	0	+	+	+	+	+	+	+
12. Distance R1/R4	+	+	0	+	+	+	+	0	0
13. Rapport fusion radiomédiane/pétiole fourche (2 ×)	0	0	0	0	0	0	+	+	
14 Rapport fusion radiomédiane/pétiole fourche (> 1)	0	+	0	+	+	–	—		
15. Longueur Cu1b	0	0	0	+	+	+	0	0	
16. Cu1b courbé en S	0	0	+	+	+	+	+	0	
17. Longueur anale	0	0	+	+	+	+	+	0	
18. Anale très courte	—	—	0	0	+	+	0	—	—

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
19. Éperon externe II	0	0	+	+	+	+	+	0	0
20. Éperon interne II	0	0	0	+	+	+	+	0	0
21. Macrochètes antérieurs tibia II	+	+	+	+	ε	+	+	0	0
22. Macrochètes antérieurs tibia III	+	+	+	0	0	0	0	0	0
23. Rapport protarse I/tibia (> 3)	0	0	+	0	0	0	?	0	0
24. Rapport protarse I/tibia (× 3)	0	0	—	+	+	0	?	0	0
25. Rapport protarse I/tibia (× 2,5)	0	0	—	—	—	—	+	?	+
26. Rapport protarse II/tibia (× 2)	0	+	—	—	—	—	—	?	0
27. ♂ : forme tergite IX	0	0	?	0	0	0	0	+	
28. ♂ : hypoprocte	0	0	?	0	0	0	+	0	
29. ♂ : zone membraneuse gonocoxale	+	+	?	0	0	0	0	ε	
30. ♂ : pont périgonostylaire	0	0	?	0	0	0	+	+	
31. ♂ : lobes gonostylaires	0	0	?	0	0	0	+	0	
32. ♂ : soies gonostylaires ventrales	0	0	?	+	+	+	0	0	
33. ♂ : dent gonostylaire apicale	+	0	?	0	0	0	0	0	
34. ♂ : soies gonostylaires internes	0	+	?	+	+	+	+	+	
35. ♂ : sclérification basiphallus	0	0	?	0	0	0	+	+	

Source : MNHN, Paris

MATRICE 5

Caractères étudiés lors de l'analyse phylogénétique du genre *Heteropterna*.
A : *macleayi* ; B : *affinis* ; C : *flavovittata* ; D : *montana* ; E : *laterociliata* ; F : *interrupta* ; G : *chazeaui* ; H : *vicina* ; I : *triangularis* ; J : *trileuca* ; K : *cressoni* ; L : *gagnei* ; M : *perdistincta* ; N : *imperfecta* ; O : *tetraleuca* ; P : *major* ; Q : *abdominalis* ; R : *caraibeana* ; S : *ghesquierei* ; T : *nigrescens* ; U : *annulipes* ; V : *fenestralis* ; W : *septentrionalis*.

	A B C D E F G H I J K L M N O P Q R S T U V W
1. Nombre d'ocelles	0 0 + 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
2. Taille ocelle médian	0 0 — + 0 + + ? 0 + + + 0 + + ? ε 0 + ? ? 0 0
3. Distance ocelles latéraux/yeux	0 0 0 ε 0 + + ? 0 0 0 + 0 + + ? 0 + + ? ? 0 +
4. Macrochètes antennaires ventraux	ε ε 0 0 0 ? 0 ? + + 0 0 + + 0 ? + + + + ? + 0
5. Largeur face	0 0 0 0 0 0 0 ? + + + + + + + ? + + + + ? + +
6. Ciliation clypéus	+ + 0 + 0 + + ? + + 0 + + + + + ? 0 + + + ? + +
7. Couleur flagellomères apicaux (1 clair)	0 0 0 0 + ? + ? + + + + + + + + + + + + + + +
8. Couleur flagellomères apicaux (2)	— — — — ? ? + ? + + + + + + + + 0 + + + + + +
9. Couleur flagellomères apicaux (3)	— — — — 0 ? + ? + + + 0 + + + + + — 0 + 0 + + +
10. Couleur flagellomères apicaux (4)	— — — — 0 ? + ? 0 0 0 — 0 0 + + — — 0 — 0 0 +
11. Flagellomères médians (au moins 1)	0 0 0 0 0 ? 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + + 0 0
12. Soies scutellaires discales	0 0 0 0 0 0 0 0 + + + + + + + + + + + + + + + +
13. Soies anépisternales	+ + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0
14. Taille aire sous-scutellaire	0 0 0 0 0 0 0 0 + + + + + + + ? + + + + ? + + +
15. Coloration bandes scutales	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 + + 0 0 0 0 0 0 + + 0
16. Ciliation latérotergite	+ + + + 0 + + + + + + + + + + + + + + + + + + +
17. Coloration aire d'ensemble	0 0 0 0 0 0 0 0 + + + + + + + + + + + + + + + +
18. Étendue tache apicale blanche	— — — — — — — — — + + + + + + + + + ε ε 0 0 ε + +
19. Étendue tache médiane blanche	— — — — — — — — — + + + + + + + + + 0 0 0 0 ε + +
20. Étendue coloration brune postérieure	— — — — — — — — — 0 + + ε 0 0 + ? 0 0 + ? 0 ε 0
21. Transverse Sc2	0 0 0 + 0 0 0 0 + + + + + + + + + + + + + 0 0 0 0
22. Longueur R4	+ ε 0 0 ε ε ε ? 0 0 0 + 0 0 0 ? + 0 0 ? 0 + 0
23. Interruption apicale M2	0 0 0 ε + + + ? + + 0 0 + + + ? + + + ? + 0 0
24. Tache sur Cu1b	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + 0 0 0 ? 0 0 0 ? + 0 0
25. Sinuosité Cu1b	0 0 + 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 ? 0 0 0
26. Interruption apicale A1	0 + 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 ? 0 0 0
27. Forme tibia III	+ + 0 ? 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
28. Forme protarse III	+ + 0 ? + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
29. Macrochètes postérieurs tibia II	+ + 0 ? 0 0 0 ? 0 0 0 ? ? 0 0 + + 0 0 0 0 0 ?
30. Macrochètes postérieurs tibia III	+ + 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
31. Marques abdominales additionnelles	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0
32. ♂ : apex tergite IX	0 0 0 0 + + 0 0 + + + + + + + ? + + + + + + + +
33. ♂ : lisson hypoprocte J T IX	0 0 0 0 ε ε 0 0 + + + + + + + ? + + + + + + + +
34. ♂ : rapport hypoprocte-cerques	0 0 0 0 0 0 0 0 + + + + + 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0
35. ♂ : d° (bien plus grand)	— — — — — — — — 0 0 + + + — — ? — — — — — — — —
36. ♂ : ciliation apodème hypoprocte	— — — — — — — — + 0 0 0 — — ? — — — — — — — —
37. ♂ : encoche membraneuse gonocoxale	0 0 0 0 0 0 0 0 0 ε 0 0 + 0 + ? 0 ε 0 0 0 0 +
38. ♂ : spinules gonocoxaux	0 0 ε 0 ε ε 0 + 0 0 + + 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0
39. ♂ : plan fissuration gonostyles	+ + + + + + + + + 0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0
40. ♂ : séparation longitudinale gonostyles	— — — — — — — — — 0 0 0 0 0 + 0 ? 0 0 0 0 0 0 0
41. ♂ : spinules gonostylaires	0 0 0 0 ε 0 + + 0 0 0 0 ε 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0
42 ♂ : membranisation gonostyles	+ + + + + + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0

Source : MNHN, Paris

	A B C D E F G H I J K L M N O P Q R S T U V W
43. ♂ : dent gonostylaire subapicale	0 0 + + + + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0
44. ♂ : dent gonostylaire apicale	+ + — — — — 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0
45. ♂ : élargissement lobe externe gonostyles	— — — — — — — — — + 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0
46. ♂ : rétrécissement lobe externe	— — — — — — — — — 0 0 0 0 0 ? + + 0 0 0 0 0 — —
47. ♂ : raccourcissement lobe interne	— — — — — — — — — 0 0 0 0 0 0 0 ? + + 0 0 0 0 0
48. ♂ : raccourcissement lobe externe	— — — — — — — — — 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 + 0 0 0 0
49. ♀ : tergite X	+ ? + + + ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? 0 0 0 ? ? ? ? ?

MATRICE 6

Caractères étudiés lors de l'analyse phylogénétique du genre *Keroplatus*.
A : *reaumurii* ; B : *clausus* ; C : *testaceus* ; D : *dispar* ; E : *nipponicus* ; F : *rufus* ; G : *biformis* ; H : *tipuloides* ; I : *tergatus* ; J : *terminalis* ; K : *carbonarius* ; L : *militaris* ; M : *golbachi* ; N : *fiebrigi* ; O : *mexicanus* ; P : *trinidadensis* ; Q : *caribal* ; R : *ornativentris* ; S : *papaveroi* ; T : *striatus* ; U : *townsendi* ; V : *heimi* ; W : *sp.* (Zaïre) ; X : *fuscomaculatus*.

	A B C D E F G H I J K L M N O P Q R S T U V W X
1. Calus ocellaire	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + + + + + + + + + + + 0
2. Nombre ocelles	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + 0 + + + 0 0 0 + + + 0
3. Taille ocelle médian	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 — — + — — — + 0 — — — 0
4. Distance ocelles/marge ocul.	+ + + + + + + 0 + + + + 0 + + + + + + + 0 + ε 0
5. Scape antenne	0 0 0 0 0 0 + + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0
6. Pédicelle antenne	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + + + + + + + + + + 0 ε 0 0
7. Macrochètes flagellaires ventraux	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ? + ? + + 0 0 0 0
8 Couleur flagelle	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0
9. Longueur palpes	+ + + + + + 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 + 0 0 0 + 0
10. Dénudation clypéus	0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
11. Ciliation clypéus (quelques cils)	+ — + + + + + 0 + 0 + ? ? 0 + 0 0 0 0 0 0 + +
12. Ciliation clypéus (moitié)	— — — — — — — 0 — + — ? ? + — + + + + + 0 0 — —
13. Coloration hanches II-III (face)	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0
14 Tache coxale II (grande)	0 0 0 + 0 0 + 0 0 0 0 + + + ε 0 + + + + 0 — 0 0
15. Tache coxale II (petite)	+ + + — + + — + + + + ? ε ε ε ε 0 0 0 ε + — + +
16. Tache coxale III (grande)	+ + + + + 0 + 0 0 + + + + 0 + + + + 0 — 0 +
17. Tache coxale III (petite)	— — — — — 0 — + + — + — — — — + — — — — 0 — 0 —
18. Ciliation prosternum	0 0 0 0 0 0 + + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
19. Ciliation discale scutellum	0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
20. Soies prostigmatiques	0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0
21. Soies métépisternales	+ + + + + + + + + + + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
22. Forme hanches	0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
23. Bandes dénudées fémorales (3)	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 +
24. Bandes dénudées fémorales (2)	0 0 0 0 + 0 + 0 + — 0 + 0 0 0 0 + 0 + 0 + 0 —
25. Bandes dénudées fémorales (1)	+ 0 + + — 0 — 0 — — — 0 — 0 0 0 0 — 0 — + — + —
26. Macrochètes ventraux tibia III	+ 0 + + + 0 0 0 + + + + + + + + + + + + + + + +
27. Macrochètes antérieurs tibia III	+ 0 + + + + 0 + 0 + 0 + + + + + + + + + 0 + + +
28. Longueur éperon externe II-III	0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
29. Longueur protarse I	+ + + + + + + 0 + 0 + + 0 + + 0 0 + 0 + + + +
30. Grande longueur protarse 1	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0
31. Coloration alaire (tricolore)	0 0 0 0 0 0 + + + + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
32. Coloration alaire (2 taches)	0 0 0 0 0 0 — — — — 0 + + + + + + + + + 0 0 0 0

Source : MNHN, Paris

	A B C D E F G H I J K L M N O P Q R S T U V W X
33. Intensité taches costales	— — — — — — — — — — — 0 0 + + + + + + + — — — —
34. Étendue première tache costale	— — — — — — — — — — — 0 0 + + 0 0 0 0 0 — — — —
35. Étendue deuxième tache costale	— — — — — — — — — — — 0 0 0 0 0 0 + + 0 — — — —
36. Longueur costale	0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
37. Longueur R5	0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
38. Longueur fusion radiomédiane (2,5 × pfm)	0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
39. Longueur fusion radiomédiane (1,5 à 2 × pfm)	+ + + 0 0 0 0 0 — 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0
40. Longueur Sc (base frm)	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 +
41. Longueur Sc (milieu frm)	0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + — 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + —
42. Longueur Sc (apex frm)	+ + 0 0 + 0 0 0 0 — — — + 0 + + + + + + + — —
43. Ciliation anale	+ 0 + +
44. Dénudation totale anale	0 + 0 0 0 0 + 0 0 0 + 0 0 + + + + + 0 0 0 0 0 + +
45 Forme abdomen	0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
46. ♂ : apex tergite IX	0 0 0 0 0 0 0 0 + + 0 + + ? + + + + + + 0 ? + +
47. ♂ : profondeur échancrure T IX	— — — — — — — — + 0 — 0 0 ? + + + + + + — ? + +
48. ♂ : très profonde échancrure T IX	— — — — — — — — 0 — — — — ? 0 0 0 0 0 0 — ? + 0
49. ♂ : processus latéraux T IX	— — — — — — — — 0 0 0 0 0 ? + + + + + + + — ? 0 0
50. ♂ : cerques (élargis et rebordés)	+ + + + + + 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0
51. ♂ : ampleur rebordement cerques	+ + + + 0 0 — — — — — — — ? — — — — — — ? —
52. ♂ : cornes latérales cerques	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 + ? 0 0
53. ♂ : allongement et rétrécissement cerques	— — — — — — — 0 0 0 + + 0 0 ? + + + + + + — ? 0 0
54. ♂ : excavation gonocoxale	0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0
55. ♂ : processus gonocoxal	+ + + + + + + + + ε ε + 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 + ? ε ε
56. ♂ : taille processus gonocoxal	0 0 0 0 0 0 + + — — — — — ? — — — — — — + ? — —
57. ♂ : processus en lame triangulaire	0 0 0 0 + + — — — — — — — ? — — — — — — — ? — —
58. ♂ : processus en baguette	0 0 + + — — — — — — — — — ? — — — — — — — ? — —
59. ♂ : Lobes gonostylaires	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ? + + + + + + + ? 0 0
60. ♂ : processus lobe externe	— — — — — — — — — — — — — ? 0 0 0 0 0 0 + ? — —
61. ♂ : sclérification lobe externe	— — — — — — — — — — — — — ? + + + 0 0 0 + ? — —
62. ♂ : allongement lobe externe	— — — — — — — — — — — — — ? 0 + + 0 0 0 0 ? — —
63 ♂ . face dorsale lobe interne	— — — — — — — — — — — — — ? 0 0 0 0 0 + 0 ? — —
64. ♂ : spinules gonostylaires	0 0 0 0 0 0 0 0 + + + + + ? — — — — — — — ? + 0
65. ♂ : disposition spinules gonostylaires	— — — — — — — 0 0 + 0 0 ? — — — — — — — ? 0 —
66 ♂ : excavation gonostylaire	0 0 0 0 0 + + + + + 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0
67. ♂ : développement excavation	— — — — — 0 + 0 0 0 — — — ? — — — — — — — ? — —
68 ♂ : forme gonostylaire (entonnoir)	0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0
69. ♂ : forme gonostylaire (globuleux)	0 0 0 0 0 + 0 — 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0
70. ♂ : apex gonostyles	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 + ? 0 0
71. ♂ : longueur phallosome	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ? + + + + + + + ? 0 0
72. ♂ : grande longueur phallosome	— — — — — — — — — — — — — ? 0 0 0 + + + + ? — —
73. ♂ : sclérification dorsale phallosome	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + ? 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0
74 Larve : lobes tubraux latéraux	0 ? 0 ? ? ? ? + ? + ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? + ? ? ?
75. Larve . apotome clypéofrontal	0 ? 0 ? ? ? ? + ? + ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ε ? ? ?

Source : MNHN, Paris

MATRICE 7

Caractères étudiés lors de l'analyse phylogénétique du genre *Neoceroplatus*.
A : *dureti* ; B : *minimax* ; C : *monostylus* ; D : *hodeberti* ; E : *punctipes* ; F : *lauroi* ; G : *arnaudi* ; H : *spinosus* ; I : *samiri* ; J : *delamarei* ; K : *dissimilis* ; L : *paiconeai*.

	A B C D E F G H I J K L
1. Taille ocelle médian	0 + 0 + 0 0 + 0 0 0 0 0
2. Distance ocelles latéraux/marge oculaire	+ + + + 0 0 + + + + + +
3. Sillon frontal	+ 0 + 0 0 + 0 + + + + +
4. Tubercule frontal	+ 0 + 0 0 + 0 + + + + +
5. Longueur apicale antennaire	+ + + + + + + + + 0 0 0
6 Grande longueur apicale antennaire	+ 0 0 + + + + + + ——
7. Couleur apicale terminal	+ 0 + + + 0 + + + + + ?
8. Longueur dernier palpomère	+ + + + 0 + + + 0 0 + +
9. Présence bandes scutales	+ 0 0 + + 0 + 0 + + + 0
10. Netteté bandes scutales	0 — — 0 0 — 0 — + + + —
11. Fisture anépisternale	0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 +
12 Longueur costale	0 0 0 0 0 0 0 0 ε 0 0 +
13. Longueur fusion radiomédiane (3× pfm)	0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0
14. Longueur frm (au moins 1,38 × pfm)	0 0 0 + — 0 + 0 0 0 0 0
15 Longueur frm (au moins = pfm)	+ + 0 — — 0 — 0 0 0 + 0
16. Interruption apicale M4	+ + + + + + + + + 0 0 +
17. Interruption basale M4	+ + + + + + + + + + 0 + 0
18. Interruption basale M4 (moyenne)	0 + 0 + 0 + + + 0 — + —
19 Interruption basale M4 (forte)	— + — + — 0 + + — — 0 —
20 Interruption apicale anale	+ + + + + + ? + 0 0 + +
21. Transversalisation Rs	0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 + 0
22. Coloration lobe anal	0 ε + + 0 + + + 0 ε + +
23. Coloration ensemble fémur III	0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0
24. Présence anneau fémoral III	+ + + 0 ε 0 0 0 + — + +
25. Couleur abdomen	ε + 0 + + ε ε ε + + + 0
26. ♂ : allongement tergite IX	0 + + + + 0 0 0 0 0 0 0
27. ♂ : apex tergite IX	0 + + + + 0 + 0 0 + + 0
28. ♂ : base tergite IX	0 + 0 + 0 0 + + + 0 0 0
29 ♂ : émargination apex synsclérite	+ + 0 + + 0 + + 0 + + 0
30 ♂ : très forte émarg apex synsclérite	+ + — + + — 0 0 — 0 0 —
31. ♂ : émargination base synsclérite	0 + + 0 0 0 + + + + 0 0
32. ♂ : très forte émarg. base synsclérite	— 0 0 —— 0 0 + + ——
33. ♂ . processus gonocoxal	+ + + + + + + + + + 0 0
34 ♂ : spinulation processus gonocoxal	+ + + + + + + + + 0 ——
35. ♂ : longueur processus gonocoxal	0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 ——
36 ♂ : liaison proc gonocoxal/synsclérite	+ 0 0 0 0 ε ε + 0 0 ——
37. ♂ : forme et attachement proc. gonost.	0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 ——
38 ♂ : division latérale lobes gonostylaires	0 0 0 0 0 0 0 0 0 — 0 +
39 ♂ . division latéroventrale lobes gonost	+ + 0 + + + + + + + + +
40 ♂ . deux lobes gonostylaires au moins	+ + 0 + + + + + + + + +
41. ♂ · trois lobes gonostylaires	0 0 — 0 0 + + + + + 0 +
42. ♂ : soies gonostylaires modifées	+ + + + + + + + + + + 0
43. ♂ : sclérification lobe gonostyl. ventral	0 0 — 0 0 0 0 0 0 0 + 0
44. ♂ . épine lobe gonostylaire ventral	+ 0 — 0 0 0 0 0 0 0 0 0
45. ♂ : séparation basale lobes gonostylaires	0 0 — 0 0 0 0 0 0 + 0 0
46 ♂ : différenciation apicoventrale lobes gonostylaires	? 0 — 0 0 0 0 0 0 0 0 0
47. ♂ : articulation lobes gonostylaires	0 0 — 0 0 + 0 + + + 0 0
48. ♂ : élargissement et sclérification ventrale du phallosome	0 + + + + 0 0 0 0 0 0 0
49. ♂ : phall. en plaque très sclérifiée à l'apex	— 0 0 + + —— —— —— ——
50 ♂ : face ventrale phallosome en étrier	0 —— —— + + + 0 0 0 0
51. ♂ : face dorsale distiphallus	0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
52. ♂ : soies gonostylaires	0 + 0 + 0 0 + 0 0 0 0 0

MATRICE 8

Caractères étudiés lors de l'analyse phylogénétique du genre *Placoceratias*.
A : *baretioi* ; B : *imitans* ; C : *gorgasi* ; D : *confusus* ; E : *longimanus* ; F : *uaracui* ; G : *bimaculipennis*.

	A B C D E F G
1. Ciliation tubercule frontal	+ 0 0 0 0 + 0
2. Distance ocelles-yeux (— de 1,5)	0 + 0 + 0 + +
3. Distance ocelles-yeux (presque contigus)	— 0 — 0 — 0 +
4 Nombre macrochètes antennaires ventraux	0 0 0 ? + + +
5. Longueur des palpes	0 + + + + 0 0
6. Largeur des bandes scutales	0 0 0 0 0 + 0
7. Couleur du scutellum	+ 0 0 0 0 0 0
8. Soies scutellaires	+ 0 0 0 0 + 0
9. Couleur du médiotergite	0 0 0 0 + 0 0
10. Nombre soies métépisternales	+ 0 0 0 0 0 0
11. Tache sur hanche II	0 0 0 0 + + +
12. Étendue tache hanche III	+ 0 + + + + +

Source : MNHN, Paris

	A	B	C	D	E	F	G
13. Anneau basal fémoral	0	+	+	+	0	+	+
14. Longueur protarse I (> 2,2)	0	+	+	?	0	0	+
15. Longueur protarse I (> 2,4)	—	+	+	?	—	—	0
16. Longueur protarse I (> 2,6)	—	0	+	?	—	—	—
17. Maculation alaire (taches distinctes)	0	0	0	0	0	+	+
18. Maculation alaire (marge enfumée)	+	0	0	0	0	—	—
19. Longueur de la costale	+	+	+	+	+	0	0
20. Longueur de la sous-costale	+	0	+	+	0	0	+
21. Ciliation ventrale de Rs	0	0	0	0	0	+	+

	A	B	C	D	E	F	G
22. Longueur fusion radiomédiane	0	0	0	0	+	0	0
23. Coloration abdominale	+	+	+	+	ε	ε	0
24. ♂ : longueur des cerques	+	+	+	+	+	0	0
25. ♂ : division apodème gonocoxal	+	+	+	+	+	0	0
26. ♂ : séparation lobes apodème gonocoxal	+	+	+	+	0	—	—
27. ♂ : spinulation lobe ventral apodème gonocoxal	+	+	+	+	0	—	—
28. ♂ : forme apodème gonocoxal	0	+	0	0	0	0	0
29. ♂ : sclérification synsclérite	0	0	+	+	0	ε	ε
30. ♂ : apex des gonostyles	0	0	0	0	0	+	+

MATRICE 9

Caractères étudiés lors de l'analyse phylogénétique du genre *Platyroptilon* *.

A : *sp.* (Malaisie) ; B : *scurror* ; C : *kirkspriggsi* ; D : *collessi* ; E : *papua* ; F : *zernyi* ; G : *vockerothi* ; H : *penai* ; I : *inca* ; J : *lanei* ; K : *miersii* ; L : *misionensis* ; M : *mendax* ; N : *ramicornis*.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N
1. Émargination oculaire	+	+	+	+	0	?	?	?	?	0	0	0	0	
2. Sillon occipital	0	0	0	0	0	+	?	?	?	?	+	+	+	
3. Nombre d'ocelles	0	+	0	0	0	+	+	+	+	0	0	0	0	
4. Dist. ocelle ext. marge oculaire (2)	0	0	0	0	0	+	?	?	?	?	0	0	0	
5. Dist. ocelle ext. marge oculaire (1)	0	+	0	0	+	0	?	?	?	?	+	+	+	
6. Dist. ocelle ext. marge oculaire (½)	0	0	0	+	0	0	?	?	?	ε	0	0	0	
7. Flagellomères pectinés (— de 10)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+	+	
8. Flagellomères pectinés (— de 11)	0	0	0	0	0	0	+	+	0	0	+	+	+	
9. Flagellomères pectinés (— de 13)	+	+	+	+	+	0	+	+	+	0	+	+	+	
10. Nombre de flagellomères (— de 11)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+	+	
11. Nombre de flagellomères (— de 12)	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	+	+	+	
12. Nombre de flagellomères (— de 13)	+	+	+	+	+	0	+	+	0	0	+	+	+	
13. Nombre de flagellomères (— de 14)	+	+	+	+	+	0	+	+	0	+	+	+	+	
14. Soie terminale des pectinations	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	
15. Modification microchètes flagellaires	+	+	+	+	+	+	?	?	?	0	0	0	0	
16. Crypte dernier palpomère	0	0	0	0	0	+	?	?	?	?	0	0	0	
17. Netteté bandes scutales longitudinales	0	+	+	0	0	+	0	0	0	0	0	ε	ε	
18. Bande scutale antérieure transverse	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
19. Nombre de soies scutellaires	+	+	+	+	—	0	?	?	?	?	0	0	0	
20. Ciliation antépisterne	+	0	0	+	+	?	?	?	?	+	+	+	+	
21. Coloration hanches I	0	0	ε	+	0	+	ε	ε	ε	+	+	0	0	ε
22. Coloration hanches II-III	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
23. Intensité coloration hanches II-III	0	0	0	+	+	ε	0	0	0	0	ε	0	0	0

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N
24. Étendue coloration hanches III	0	0	0	+	0	+	+	+	+	+	+	0	0	0
25. Perte éperon et peigne externe II	+	+	+	+	+	0	?	?	?	?	0	0	0	0
26. Coloration tarses	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0
27. Coloration alaire au moins diffuse	+	+	+	+	+	0	0	0	0	+	ε	0	0	0
28. Étendue intensité coloration alaire	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	0	0	—
29. Coloration marge postérieure alaire	0	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30. Coloration disque alaire	0	+	+	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
31. Longueur frm (+ de 2 × pétiole fm)	+	0	0	0	0	0	?	?	?	?	0	0	0	0
32. Longueur frm (+ de 1 × pétiole fm)	+	0	0	+	0	0	?	?	?	?	0	0	0	0
33. Longueur frm (1 × pétiole fm)	+	+	0	+	+	0	?	?	?	?	+	+	+	+
34. Longueur frm (+ de ½ × pétiole fm)	+	+	+	+	0	+	?	?	?	?	+	+	+	+
35. Terminaison anale	0	0	0	0	0	0	?	?	?	+	0	0	0	0
36. ♂ : taille tergite IX	?	+	+	+	+	+	?	?	?	?	+	+	+	+
37. ♂ : saillie latérale tergite IX	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	
38. ♂ : soies différenciées internes gonost	?	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0
39. ♂ : lobe gonostylaire spinuleux	?	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
40. ♂ : brosse sur lobe gonostylaire	?	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
41. ♂ : lobulation et processus gonostylaire	?	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+
42. ♂ : insertion processus gonostylaire	?	0	0	0	0	+	+	+	+	?	0	0	0	0
43. ♂ : dent gonostylaire sclérifiée	?	0	0	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0
44. ♂ : ampoule gonostylaire	?	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	0
45. ♂ : encoche synsclérite gonocoxal	?	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	+	+	

* Quatre espèces n'ont pu être examinées : *P. vockerothi*, *penai*, *inca* et *lanei* ; la matrice a été partiellement remplie grâce aux descriptions et aux figures originales.

Source : MNHN, Paris

MATRICE 10

Caractères étudiés lors de l'analyse phylogénétique du genre *Rocetelion*.
A : *fenestrale* ; B : *humerale* ; C : *fasciatum* ; D : *fasciolum*.

	A	B	C	D
1. Distance ocelles latéraux/marge oculaire	0	0	+	+
2. Scape antennaire	0	0	0	+
3. Apicule dernier flagellomère	0	0	0	+
4. Calus frontal	0	+	0	0
5. Sillon frontal	0	+	0	0
6. Ciliation faciale	+	+	+	0
7. Longueur trompe	+	0	0	0
8. Ciliation prosternum	0	0	+	+
9. Soies scutellaires discales	0	0	+	+
10. Fissure anépisternale	+	+	0	+
11. Rétrécissement mésépinère	+	+	+	0
12. Suture médiopleurale	0	+	+	+
13. Couleur métépisterne	+	+	0	0
14. Coloration apex alaire	0	+	+	0
15. Tache alaire antérieure	+	0	0	0
16. Longueur sous-costale	0	0	0	+
17. Longueur R4	+	+	+	0
18. Longueur fusion radiomédiane	0	0	+	+
19. Ciliation anale	0	0	0	+
20. Soies coxales postérieures III	0	0	+	+
21. Ciliation coxale externe III (au moins ⅔)	+	0	0	+
22. Ciliation coxale externe III (⅓)	0	—	—	+
23. Tache coxale III	0	+	0	0
24. Alignement microchètes tibiaux	0	+	+	0
25. Ornementation tergites abdominaux	0	+	+	+
26. ♂ : taille tergite VIII	+	0	+	?
27. ♂ : membranulation hypoprocte	0	+	0	?
28. ♂ : prolongement zone membraneuse gonocoxale	+	+	0	?
29. ♂ : spinules gonocoxales apicales	+	+	0	?
30. ♂ : invagination plaque gonostylaire	+	0	0	?
31. ♂ : apex gonostyles	+	+	0	?
32. ♂ : pilosité gonostylaire	+	0	0	?
33. ♂ : jonction latérale paramères dorsaux et ventraux	0	0	+	?

MATRICE 11

Caractères étudiés lors de l'analyse phylogénétique du genre *Setostylus*.
A : *bifidus* ; B : *singularis* ; C : *bellulus* ; D : *pictipennis* ; E : *innotatus* ; F : *stubbsi* ; G : *abdominalis* ; H : *rufobrunneus* ; I : *bispinosus*.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
1. Émargination oculaire	+	0	0	0	0	0	0	0	0
2. Nombre d'ocelles	+	+	0	0	0	0	0	0	0
3. Taille ocelle médian	—	—	0	+	0	0	0	0	+
4. Calus ocellaire	0	0	+	+	+	+	+	+	+
5. Sillon occipital	0	0	+	+	+	+	+	+	+
6. Perte sillon occipital	—	—	0	0	0	0	+	0	0
7. Scape antennaire	0	0	0	0	+	+	+	0	0
8. Pédicelle antennaire	0	0	0	0	+	+	+	0	0
9. Apiculation dernier flagellomère	0	+	0	0	0	0	0	0	0
10. Macrochètes flagellaires ventraux	0	0	0	0	0	0	0	+	+
11. Soies frontales	+	0	+	+	+	+	+	+	+
12. Longueur dernier palpomère	+	+	+	0	+	+	+	0	0
13. Soies scutellaires discales	+	0	0	0	0	0	0	+	+
14. Coloration alaire	0	0	0	+	0	+	0	0	0
15. Longueur sous-costale	0	0	0	0	0	0	+	0	0
16. Longueur fusion radiomédiane	0	0	+	+	+	+	+	0	+
17. Longueur anale	+	0	0	0	0	0	0	0	+
18. Ciliation anale	+	+	+	+	+	+	+	0	0
19 Longueur éperon antérieur	0	0	+	0	+	+	+	0	0
20. Longueur éperon antérieur (3× largeur tibia)	—	—	+	—	0	0	0	—	—
21. Réduction éperon externe II	+	0	0	0	0	0	0	0	0
22. Perte microchètes antérieurs tibia III	+	+	+	+	0	+	0	0	+
23. Coloration tibia III	0	0	0	0	+	0	0	0	0
24. ♂ : taille épines gonocoxales préapicales	+	+	+	0	0	0	0	0	0
25. ♂ : bosse médiane synclérite	0	0	0	0	0	+	0	0	0
26. ♂ : aire membraneuse synclérite	0	0	0	+	0	0	0	0	0
27. ♂ : présence processus gonostylaire dorsal	+	0	0	0	+	+	+	0	+
28. ♂ : longueur processus gonostylaire dorsal	+	—	—	—	0	0	0	—	0
29. ♂ : soie apicale lobe gonostylaire dorsal	0	—	—	—	+	+	+	—	—
30. ♂ : raccourcissement digitation gonostylaire	0	0	0	0	+	+	+	0	0
31. ♂ : largeur base gonostylaire	+	+	+	+	0	0	0	0	0
32. ♂ : soies gonostylaires modifiées	+	+	+	0	+	+	+	+	+
33. ♂ : spinulation lobe gonostylaire	0	0	0	0	0	0	0	0	+
34 ♂ : présence épines gonostylaires basales	0	0	0	0	0	0	0	0	+
35. ♂ : liaison apicale paramères dorsaux	0	0	0	0	0	0	0	+	+
36. ♂ : base paramères ventraux	+	+	+	+	0	0	0	0	0
37. ♂ : épines ventrales phallosome	0	0	0	+	0	0	0	0	0
38. ♂ : sclérification en T phallosome	0	0	0	+	0	0	0	0	0
39. ♂ : digitation apicale distiphallus	0	0	0	0	0	0	0	0	+

Source : MNHN, Paris

MATRICE 12

Caractères étudiés lors de l'analyse phylogénétique du genre *Tergostylus*.
A : *couturieri* ; B : *plokiophilus* ; C : *alberti* ; D : *brevistylus* ; E : *incolumis* ; F : *flavifemoratus*.

	A	B	C	D	E	F
1. Taille ocelle médian	+	0	0	0	0	0
2. Taille ocelles latéraux	0	0	0	0	+	0
3. Bec scape antennaire	+	0	+	ε	0	+
4. Couleur flagellomères apicaux (au moins 1 clair)	0	+	+	+	0	0
5. Couleur flagellomères apicaux (2 clairs)	—	+	+	0	—	—
6. Macrochètes antennaires ventraux	+	+	+	+	0	+
7. Bande dénudée clypéale	+	0	0	+	+	0
8. Longueur sous-costale	+	+	+	0	+	+
9. Longueur fusion radiomédiane	0	0	+	+	+	0
10. Soies coxales postérieures	0	+	0	0	0	0
11. Éperon externe II	+	+	+	+	0	0
12. ♂ : processus tergite IX	+	+	+	+	+	0
13. ♂ : sclérification tergite IX	+	0	0	0	0	0
14. ♂ : digitations apicales tergite IX	0	0	0	0	0	+
15. ♂ : taille cerques	0	+	+	+	+	0
16. ♂ : pseudostyle gonocoxal	0	0	0	0	0	+

	A	B	C	D	E	F
17. ♂ : échancrure basale gonocoxite	+	+	+	+	+	0
18. ♂ : échancrure apicale gonocoxite	+	+	0	+	+	+
19. ♂ : brosse gonocoxale spinuleuse	+	+	+	+	+	0
20. ♂ : position et pédonculation brosse gonocoxale	0	0	0	0	+	—
21. ♂ : lobe portant la brosse gonocoxale	+	0	0	0	0	—
22. ♂ : taille tubercule gonocoxal	+	0	0	+	0	0
23. ♂ : lame spinuleuse dorsale gonocoxite	+	0	0	0	0	0
24. ♂ : dédoublement gonostyles	0	0	0	0	0	+
25. ♂ : amincissement gonostyles	0	+	0	+	+	0
26. ♂ : raccourcissement gonostyles amincis	—	0	—	+	0	—
27. ♂ : tailles gonostyles	0	0	+	0	0	0
28. ♂ : étendue aire spinuleuse gonostylaire	0	0	0	0	+	0
29. ♂ : sclérification et cavités dstiphallus	+	+	+	+	+	0
30. ♂ : cavités distiphalliques	+	+	+	0	0	—
31. ♂ : soies endophalliques	+	+	+	0	0	0
32. ♂ : longueur soies endophalliques	0	+	+	—	—	—

MATRICE 13

Caractères étudiés lors de l'analyse phylogénétique du genre *Xenokeroplatus*.
A : *steffani* ; B : *filitarsis* ; C : *riparius*.

	A	B	C
1. Ciliation frontale	0	+	0
2. Distance R1-R4	0	0	+
3. Ciliation R4+5	+	0	0
4. Réduction éperon I	+	+	0
5. Longueur protarse I	+	0	0
6. Longueur protarses II-III	+	+	0
7. ♂ : taille segment VIII	0	+	0

	A	B	C
8. ♂ : membranisation hypoprocte	+	+	0
9. ♂ : taille tergite IX	0	+	0
10. ♂ : encoche membraneuse synsclérite gonocoxal	0	+	0
11. ♂ : tubercule ventral spinuleux	+	0	+
12. ♂ : disposition spinales gonostylaires	0	+	0
13. ♂ : nombre de soies gonostylaires ventrales	+	0	0
14. ♂ : rétrécissement apical gonostyles	+	0	0

Source : MNHN, Paris

MATRICE 14

Caractères étudiés lors de l'analyse phylogénétique de la tribu des *Keroplatini*.
A : *Cerotelion* ; B : *Mallochinus* ; C : *Rocetelion* ; D : *Paracerotelion* ; E : *Talletia* ; F : *Keroplatus* ; G : *Neoceroplatus* ; H : *Placoceratias* ; I : *Hikanaptilon* ; J : *Euceroplatus* ; K : *Setostylus* ; L : *Platyroptilon* ; M : *Duretrina* ; N : *Nauarchia* ; O : *Xenokeroplatus* ; P : *Tergostylus* ; Q : *Heteropterna s. str.* ; R : *Heteropterna (Scrobicula)* ; S : *Ctenoceridion s. str.* ; T : *Ctenoceridion (Gymnoceridion)*.

	A B C D E F G H I J K L M N O P Q R S T
1. Ocelles latéraux contigus marge oculaire	0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
2. Ocelle médian punciforme ou absent	0 0 0 + + V V + + + + + + + V + + + +
3. Ocelle médian absent	— — — 0 0 V 0 + + V V V 0 + + 0 V 0 0 0
4. Nombre calus ocellaires	0 0 0 0 0 0 0 + + + + + + + + + + 0 0 + +
5. Échancrure oculaire	+ + + + + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
6. Développement ventral des yeux	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0
7. Calus frontaux	+ 0 0 + + + + + 0 0 0 + + 0 0 0 0 0 + +
8. Largeur face	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + 0 0 0 + 0 0 +
9 Ciliation face	+ + V + + + 0 + 0 V + + + + + + + + + +
10 Face membranisée par périmètre	0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0
11. Face membranisée par bords latéraux	0 0 0 0 0 0 — 0 + 0 0 0 0 0 — 0 0 0 0 0
12. Face complètement séparée en deux	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0
13. Face entièrement membraneuse	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0
14 Face réduite par croissance des yeux	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 +
15. Bec scapal	+ + 0 + + + 0 + + 0 V + 0 0 0 0 0 0 + +
16. Bec pédicellaire	0 0 0 + + V + + 0 0 V + 0 0 0 V 0 0 0 0
17. Antennes pectinées	0 0 0 0 + 0 0 0 + 0 0 + + 0 0 0 0 0 + +
18 Macrochètes apicaux des pectinations	— — — — 0 — — — + — — + — — — — — 0 0
19 11 flagellomères	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 V + 0 0 0 0 0 0 0
20. Apicultation dernier flagellomère	0 + V + 0 + + + 0 0 V 0 0 ? 0 0 + + 0 0
21. Des macrochètes ventraux spiniformes	0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0
22. Nombre de palpomères	0 0 0 0 + 0 0 0 + + + + + + + + + + + +
23. Fort dimorphisme sexuel palpes	0 0 0 ? 0 0 0 0 ? + ? 0 0 ? ? + + ? 0 ?
24. Allongement dernier palpomère	0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
25. Réduction trompe	0 0 0 0 + 0 0 0 0 + + + + 0 + + + + + +
26. Élargissement labre	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0
27. Réduction médiane prothorax	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0
28 Ciliation prosternale	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 + + 0 0 + + 0 +
29. Niveau suture anapleurale	0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
30. Aplatissement scutum	0 0 0 0 0 + + + + 0 0 0 + + 0 0 0 0 0 0
31. Ciliation discale scutellum	+ + + + + 0 0 0 0 0 V V 0 0 0 0 0 V 0 0 +
32. Aire membraneuse sous-scutellaire	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + +
33. Angle médiotergite	+ + + + + + + + + 0 + + + + + 0 + + + +
34. Ciliation anépisterne	0 0 0 0 0 0 0 0 0 V 0 + 0 + + 0 0 + + +
35. Fissure anépisternale	+ + V + 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 + + + + + +
36. Raccourcissement anépisterne	0 + 0 + 0 + 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
37. Effacement suture mediopleurale	+ 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
38. Sinuosité suture médiopleurale	0 + 0 0 + 0 0 + + + + + 0 + 0 + + + + +
39. Absence partie ventrale mésépunère	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0
40. Très fort rétrécissement ventral mésépimère	0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 — 0 0 0 0 0 0
41. Réduction hauteur et largeur mésépunère	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0

Source : MNHN, Paris

	A B C D E F G H I J K L M N O P Q R S T
42. Ciliation latérotergite	+ 0 + + + 0 0 0 0 + + + + + + + + + + + +
43 Axe latérotergite	+ + 0 + + + 0 0 + + 0 + 0 0 0 0 0 0 + +
44 Hauteur métépisterne	0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
45. Ciliation métépisterne	+ + + + + V + 0 + + + + + + + + + + + +
46. Largeur de l'aile	+ 0 + 0 0 0 + + + + 0 0 + + + 0 0 0 0 0
47. Réduction lobe anal	0 0 + 0 0 0 0 0 ε 0 0 0 + + + 0 0 0 0 0
48 Réduction lobe cubital	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + + 0 0 0 0 0
49. Longueur costale	0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
50. Distance costale apex R5	0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
51. Reduction sous-costale	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0
52. Présence sc2	V 0 0 0 + 0 + ε 0 + 0 + 0 + + V 0 + +
53. Longitudinalisation Rs	0 0 0 + 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
54. Transversalisation Rs	0 0 0 — 0 0 + — 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
55. Raccourcissement R1	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0
56. Costalisation R1	0 ε 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + + 0 0 0 0 0
57. Affaiblissement Rs	0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0
58. R4 sur R1	0 0 0 0 0 + + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
59. R5 courte	0 0 0 0 0 + + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
60. R5 très courte	— — — — — + 0 — — — — — — — — — — — — —
61. Absence base de M	0 + + + + + + + + + + + + + + + + + 0 0
62. Interruption apicale M1	0 0 0 0 0 + + 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ε 0 0
63. Interruption apicale M2	0 + 0 0 0 + + ε + ε 0 0 0 0 0 + ε ε + +
64. Interruption basale M4	0 0 0 0 + 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
65. Interruption apicale M4	0 0 0 0 0 + + + ε + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
66. Forte interruption apicale M4	— — — — — 0 + 0 0 0 — — — — — — — — — —
67. Fort raccourcissement pétiole fourche médiane	0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
68. Pétiole fourche médiane et base fourche effacés	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0
69. M1 et M2 convergentes	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0
70. Forte courbure Cu1b	0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0
71. Interruption apicale Cu1b	0 0 0 0 0 + + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
72. Réduction et basalisation tb et mcu	0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
73. tb punctiforme	0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
74. Cu2 courte à très courte	+ + + + + + + + 0 0 0 0 0 0 0 + + + + +
75. Cu2 très courte	+ 0 0 0 0 0 0 — — — — — — + 0 0 0 0 0
76. Interruption apicale A1	0 0 0 0 + + + + + + + + + + 0 + + 0 + 0 0
77. Forte interruption apicale A1	— — — — 0 0 + 0 + 0 0 0 0 — + 0 — 0 —
78. A1 rudimentaire	— — — — — — 0 — 0 — — — — — + — — — — —
79. Dénudation dorsale Sc	+ + + + + + + + 0 + + + + + + + + + + +
80. Dénudation ventrale Sc	+ + + + + + + + 0 0 + + + + + + + + + +
81. Dénudation partielle dorsale R4+5	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + 0 0 0 0
82 Dénudation ventrale R4+5	+ + + + + + + + + 0 + + + + + + + + + +
83. Dénudation dorsale R5	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0
84. Dénudation ventrale R5	+ + + + + + + + 0 + + + + + + + + + + +
85. Dénudation dorsale A1	0 0 0 0 0 V + 0 0 + 0 + + + + 0 + + 0 0
86. Pubescence hanches	0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
87. Longueur hanches III	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0
88. Absence soies coxales I	+ + 0 + 0 + 0 + 0 + + + + + 0 + 0 0 0 0
89. Absence soies coxales II	+ + 0 + + 0 0 + + + + + + + + + + + 0 0
90. Absence soies coxales III	V + 0 + + 0 0 + + + + + + + + + + + + +
91. Longueur soies fémorales ventrales	0 0 0 0 + 0 + 0 0 0 + + + 0 0 0 0 + + 0 0
92. Largeur bandes fémorales	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0

Source : MNHN, Paris

	A B C D E F G H I J K L M N O P Q R S T
93. Épaississement tibias III	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + + + +
94. Tibias III brusquement épaissis	— — — — — — — — — — — — — — — — — V 0 0 +
95 Absence macrochètes T II	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ? + 0 0 0 0 0
96 Nombre macrochètes postérieurs T III	0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 + 0 0 + 0 0 0 0 0 0
97. Réduction ou perte éperon externe II	0 0 0 0 + V 0 + 0 V V + 0 ? + 0 + 0 + +
98. Longueur éperon interne II (> largeur T)	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ? + 0 0 0 + +
99 Longueur éperon interoc II (< largeur T)	— — — — — — — — — — — — — — — — ? + — — — 0 0
100. Réduction ou perte éperon externe III	0 0 0 0 + 0 0 + + 0 0 + + 0 + V + 0 + +
101. Perte éperon externe III	— — — — 0 — — 0 + — — 0 0 — + 0 0 — 0 0
102. Allongement éperons internes II-III	+ 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
103. Réduction éperon interne III	— 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 + 0 + 0 + +
104 Perte peigne I	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ? + 0 0 0 0 0
105. Réduction peigne postérieur III	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0
106. Réduction peignes postérieurs II-III	0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 — 0 0 0 0 0 0
107. Perte peigne inter-éperons II	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0
108. Perte peigne antérieur III	0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
109 Des microchètes tibiaux I réguliers	0 0 + 0 + + + + + + + + + + + + + 0 0 0 0
110. Microchètes tibiaux I tous réguliers	0 0 0 0 + + + + + + + + + + + + + + — — — —
111. Des lignes noires plus serrées I	— — — — 0 + + 0 + 0 + 0 0 0 0 — — — —
112. Des microchètes tibiaux II réguliers	0 0 + 0 + + + + + + + + + + + + + 0 0 0 0
113. Microchètes tibiaux II tous réguliers	0 0 0 0 + + + + + + + + + + + + + — — — —
114. Des microchètes tibiaux III réguliers	0 0 + 0 + + + + + + + + + + + + + 0 0 0 0
115. Microchètes tibiaux III tous réguliers	— — 0 — + + + + + + + + + + + + + — — — —
116. Des lignes noires plus serrées II-III	— — — 0 — 0 + + + + 0 0 0 0 + 0 — — — —
117. Brièveté protarse I	0 + 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0
118. Épaississement protarse III	0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 + + 0 0 0 0 + 0 + 0
119 Extrême allongement tarses	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0
120. Perte macrochètes tarsaux ventraux	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0
121. Grande longueur griffes mâles	0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0
122. Griffes mâles épaisses et serrulées	0 0 + + + + 0 + + 0 0 + + ? 0 0 + + + +
123 Profondeur échancrure sternite I	0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0
124. Un sclérite abdominal intercalaire	0 0 + + + + + + 0 + + + + + + + + + 0 0
125. Abdomen ♂ non totalement cylindrique	+ + + + 0 0 + 0 + 0 0 0 0 + + + + + +
126. Abdomen ♀ non totalement cylindrique	0 0 0 ? 0 0 + + ? + ? + ? ? + ± + ? + ?
127. ♂ : segment VIII au moins largement rétracté	0 0 + 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 + 0 0 + 0 0 0 0 0
128. ♂ : segment VIII entièrement rétracté	— — + — — — — ? — — — + — — 0 — — — —
129. ♂ : hypopyge obligatoirement rotatoire	0 0 0 0 0 + + + ? 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
130 ♂ : basalisation des cerques	0 0 0 + 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 + + 0 + 0 0
131. ♂ : fusion sclérifiée T IX-hypoprocte	0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 V 0 0 +
132. ♂ : croissance latérale apicale T IX	0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 + 0 + + + + 0 0
133. ♂ : renforcement et processus base T IX	0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0 0 + +
134. ♂ : épaisseur processus basaux T IX	0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0
135. ♂ : hypoprocte en partie membraneux	0 0 V 0 0 + + ± ? V 0 ± 0 + + + 0 0 0 0
136. ♂ : hypoprocte entièrement membraneux	— — 0 — — + + 0 ? 0 — 0 — 0 0 + — — — —
137 ♂ : hypoprocte prolongé en pointe	0 0 0 0 + 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
138. ♂ . taille du pont périgonostylaire	0 0 0 0 0 + + + ? + + + + + + + + + + +
139. ♂ : absence de pont périgonostylaire	— — — — — 0 V ? 0 0 0 0 0 + + 0 0 0 0
140. ♂ : face dorsale du synsclérite	0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0
141. ♂ : dépression ventrale du synsclérite	0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0
142. ♂ : encoche membraneuse du synsclérite	+ + + 0 + 0 0 + ? V 0 + 0 0 + 0 0 0 0 0
143. ♂ : taille aire gonocoxale membraneuse	0 + 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0

Source : MNHN, Paris

	A B C D E F G H I J K L M N O P Q R S T
144 ♂ : présence tubercule gonocoxal	0 0 0 0 0 V V 0 ? 0 0 0 0 0 V + 0 + 0 0
145 ♂ : tubercule gonocoxale à peignes spinuleux	— — — — — 0 0 — ? — — — — 0 0 — + — —
146. ♂ : aire spinuleuse gonocoxale latérale ou ventrale	0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0
147. ♂ : modification soies gonocoxales ventrales	0 0 + + 0 0 0 0 ? + + + 0 0 0 0 + 0 + +
148 ♂ : aplatissement dorsoventral gonostyle	0 0 + + 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
149. ♂ : rétrécissement apical gonostyle	0 0 0 0 0 0 0 0 ? + + + 0 0 0 0 0 0 0 0
150. ♂ : fort rétrécissement apical gonostyle	— — — — — — — ? 0 0 + — — — — — — — —
151. ♂ : modification bord interne gonostyle	+ + + + + 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
152. ♂ : lame gonostylaire interne	0 0 + + 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
153 ♂ : réduction ou perte dents gonostylaires	0 0 + + 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
154 ♂ : perte dents gnnostylaires	— — + 0 — — — — ? — — — — — — — — — —
155. ♂ : dents internes gonostyles	+ + 0 0 — — — — ? — — — — — — — — — —
156 ♂ : paire de dents médianes gonostylaires	0 0 — — + 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
157. ♂ : base gonost. en lobe quadrangulaire spinuleux	0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 + + 0 0 0 0 0 0
158. ♂ : digitations apicales dentées gonostyle	0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 + 0 0
159 ♂ : crypte gonostylaire dorsale	0 0 0 0 0 0 0 + ? 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
160. ♂ : zones ou brosses spinuleuses gonostyle	0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0
161. ♂ : insertion latéroventrale ou ventrale	0 0 0 0 0 0 + ε ? 0 0 0 0 + + + ε + + +
162 ♂ , gonostyles insérés ventrailement, encastrés	— — — — — — + 0 ? — — — 0 + + + 0 0 0 0
163 ♂ , gonostyles, proximité ligne médiane	— — — — — — — 0 — ? — — — 0 + 0 0 — — — —
164 ♂ : fissuration longitudinale gonostyles	0 0 + + 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 V 0 + +
165 ♂ : fissuration longitudinale totale gonostyles	— — 0 0 — — — — ? — — — — — — — V — + +
166. ♂ : membranisation ædeage	0 0 + + 0 + 0 0 ? V 0 0 0 0 V 0 0 0 0 0
167 ♂ : sclérification latérale édeage	+ 0 + 0 0 0 0 0 ? 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0 0
168. ♂ : cavités dutales édeage	0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0
169. ♂ : apodèmes gonocoxaux élargis, spinuleux	0 0 0 0 0 0 0 + ? 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
170. ♂ , apodèmes gonocoxaux en lame, processus median	0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 + 0 0 0 0
171. ♂ : apodème éjaculateur libre	0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 + 0 0 0 0 0 0 0 0
172. ♂ : allongement apodème éjaculateur	0 0 0 0 + 0 0 0 ? 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0
173. ♂ : réduction ou perte paramères dorsaux	0 0 0 0 0 0 0 0 + ? 0 0 0 0 + 0 0 0 0 0 0
174 ♂ : perte paramères dorsaux	— — — — — — — 0 ? — — — + — — — — — —
175. ♂ : séparation apicale paramères dorsaux	0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 + — 0 0 0 0 0 0
176 ♂ : perte paramères ventraux	0 0 0 0 0 0 0 0 ? V 0 0 + 0 0 0 + + + +
177 ♂ , allongement paramères ventraux	0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 — + 0 0 — — — —
178 ♀ : tergite VIII membraneux	+ + + ? + 0 V + ? + ? ε ε ? + + + ? + ?
179. ♀ : sternite VIII fortement invaginé	+ + + ? 0 0 ε 0 ? 0 ? 0 0 ? 0 0 ? 0 ?
180. ♀ : sternite VIII entièrement invaginé	0 + + ? — — 0 — ? — ? — — ? — — — ? — ?
181. ♀ : développement valves hypogyniales	0 0 0 ? 0 0 0 0 ? 0 ? 0 0 ? 0 + 0 ? 0 ?
182. ♀ : sternite X entièrement membraneux	0 0 0 ? 0 0 0 + ? 0 ? 0 0 ? 0 + + ? 0 ?
183 Larve tissant une toile de protection	0 ? ? ? ? 0 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? + + ? ?

Source : MNHN, Paris

ADDENDUM

Le présent travail était déjà en majeure partie composé lorsque j'ai eu connaissance de la description, remontant pourtant à 1975, de l'espèce japonaise (Honshu et Shikoku) « *Cerotelion pectinatus* » Kimura *. Il s'agit de toute évidence d'un *Ctenoceridion* appartenant au sous-genre nominatif. Il faut donc ajouter la région paléarctique à sa répartition.

Ctenoceridion (Ct.) pectinatum (**n. comb.** : *Cerotelion pectinatus* Kimura, 1975 : 1) se distingue notamment des deux autres espèces, *Ct. freemani* Mat. et *wallacei* **n.** sp. par deux apomorphies : la longue pectination du flagellomère antennaire 13 et l'interruption de la nervure anale avant la marge de l'aile. Il pourrait s'agir de leur espèce-sœur apomorphe.

Sur le plan biogéographique, le tracé pliocène-pléistocène de *Ctenoceridion s. str.* doit donc être prolongé jusqu'à l'Asie paléarctique. Si *Ct. pectinatum* est bien l'espèce-sœur des deux autres espèces du sous-genre, il est intéressant de constater la coïncidence du tracé du sous-genre avec le tracé généralisé bien connu des migrations continentales pléistocènes, partant de l'Afrique du Sud pour se diviser au niveau de la Chine méridionale en deux voies, l'une vers le Sud-est asiatique, l'autre vers la Chine du Nord et le Japon.

* KIMURA, T., 1975. — A new species of the genus *Cerotelion* Rondani (Diptera, Mycetophilidae). *Akitu*, N. S., 2 : 1-2.

Source : MNHN, Paris

INDEX DES TAXA NOUVEAUX, NOUVELLES COMBINAISONS, SYNONYMIES, ETC.

Macrocerini, emend. 137
Robsonomyiini n. trib. 137
Laneocera Lane = *Chiasmoneura* de Meijere, n. syn. 142
Laneocera magnifica Lane = *Chiasmoneura anthracina* de Meijere, n. syn. 142
Chiasmoneura concinna n. sp. 147
Chiasmoneura (Ch.) anthracina de Meijere, néallotype ♂ 148
Chiasmoneura (Ch.) cyclophora Edwards, néallotype ♂ 148
Chiasmoneura (Prochiasmoneura) collessi n. sp. 152
Chiasmoneura (Prochiasmoneura) bougainvillei n. sp. 152
Chiasmoneura (Synesostyla) marcellae n. sp. 155
Chiasmoneura (Synesostyla) tsacasi n. sp. 157
Hesperodes johnsoni Coquillett, néallotype ♀ 162
Promacrocera Armbruster = *Macrocera* Meigen, n. syn. 162
Freemaniola n. subg. (*Paramacrocera*) 174
Paramacrocera (Freemaniola) lanei n. sp. 175
Vockerothia n. gen. 176
Vockerothia frontalis n. sp. 177
Micrepimera n. gen. 180
Micrepimera punctipennis n. sp. 182
Srilankana n. gen. 185
Srilankana mirabilis n. sp. 187
Keroplatini, emend. 189
Orfeliini, emend. 189
Cerotelion, emend. 193
Cerotelion pendleburyi n. sp. 204
Ctenoceridion (Ct.) wallacei n. sp. 208
Ctenoceridion (Ct.) pectinatum (Kimura), n. comb. 670
Dureiina n. gen. 210
Dureiina dureti (Lane), n. comb. 210
Euceroplatus Edwards, emend. 214
Euceroplatus hutsoni n. sp. 220
Euceroplatus fascipennis n. sp. 221
Euceroplatus paucimaculatus n. sp. 221
Euceroplatus bistylus n. sp. 221
Euceroplatus rivalis n. sp. 222
Euceroplatus gressitti n. sp. 223
Euceroplatus cantrelli n. sp. 223
Euceroplatus officiosus n. sp. 224
Heteroperna gagnei n. sp. 238
Heteroperna perdistincta n. sp. 239
Heteroperna triangularis n. sp. 240
Heteroperna flavovittata n. sp. 242
Heteroperna interrupta n. sp. 244
Heteroperna montana n. sp. 245
Heteroperna laterociliata n. sp. 246
Heteroperna vicina n. sp. 247
Heteroperna fenestralis n. sp. 247
Heteroperna nigrescens (Edwards), n. comb., lectotype 248
Hikanoptilon n. gen. 252
Hikanoptilon demoulini n. sp. 255
Keroplatus Bosc, emend. 255
Keroplatus tergatus n. sp. 274
Nauarchia n. gen. 280
Nauarchia excavata n. sp. 282
Neoceroplatus minimax Edwards, nèotype 291
Neoceroplatus samiri (Khalaf), n. comb. 292
Neoceroplatus arnaudi n. sp. 292
Neoceroplatus dissimilis n. sp. 294
Neoceroplatus dureti n. sp. 295

Source : MNHN, Paris

Neoceroplatus hodeberti n. sp. ... 296
Neoceroplatus monostylus n. sp. ... 299
Neoceroplatus punctipes **n.** sp. ... 300
Neoceroplatus spinosus n. sp. ... 301
Placoceratias confusus **n.** sp. ... 311
Placoceratias gorgasi **n.** sp. ... 312
Platyroptilon Westwood, **emend.** ... 312
Platyroptilon mendax **n.** sp. ... 319
Platyroptilon kirkspriggsi **n.** sp. ... 320
Platyroptilon scurror **n.** sp. ... 322
Platyroptilon papua **n.** sp. ... 322
Setostylus **n.** gen. ... 329
Setostylus singularis (Lane), **n.** comb. ... 329
Setostylus bellulus (Williston), **n.** comb. ... 329
Setostylus innotatus (Edwards), **n.** comb. ... 329
Setostylus abdominalis (Sasakawa & Tamu), n. comb. ... 329
Keroplatus fuscithorax Enderlein = *K. bellulus* Williston, n. syn. ... 329
Setostylus bifidus n. sp. ... 335
Setostylus pictipennis n. sp. ... 336
Setostylus bispinosus n. sp. ... 337
Setostylus rufobrunneus **n.** sp. ... 337
Setostylus stubbsi n. sp. ... 338
Tolletia vrydoghi (Toilet), **néallotype** ♀ ... 349
Xenokeroplatus n. gen. ... 350
Xenokeroplatus filitarsis **n.** sp. ... 354
Xenokeroplatus steffani **n.** sp. ... 354
Xenokeroplatus riparius **n.** sp. ... 354
Ctenoceridion pectinatum (Kimura), n. comb. ... 670

Source : MNHN, Paris

INDEX SYSTÉMATIQUE

Les chiffres **en gras** renvoient aux passages principaux, les chiffres en *italique* à des illustrations.

abdominalis, Cerotelion, 329.
abdominalis, Heteropterna, 225, 230, *235*, 236, *246*, 505, 507, 508, 509, 659.
abdominalis (Heteropterna)*, 508, *509*, 596, 598, 599, 600, *608*, 609, 619, *621-622*, *627*.
abdominalis, Setostylus, 329, **331**, *332*, *333*, 334, *336*, 525, 526, 594, 664.
abundare, Kelneria, 178, *179*, 180, 488.
Acalyptera, 38, 401.
Acnemia, 564.
Aculeates, 269.
Adidocidia, 410.
Aedes, 81.
aegaea, Macrocera, 164, *167*, 459, 466.
aerospicator, Neoditomyia, 132.
aerospicator, Orfelia, 132.
affinis, Heteropterna, 225, 226, *227*, 228, 230, 237, *238*, *245*, 506, 507, 510, 597, 659.
africana, Macrocera, 164.
Agaricaceae, 20.
Akorhexosa, 402.
alberti, Euceroplatus, 214.
alberti, Torgostylus, 338, 340, 341, 342, *343*, 344, 346, 471, 472, 527, *528*, 530, 588, 601, 665.
Allactoneura, 364.
Allactoneuridae, 364.
Allodia, 400, 564.
Allopnyxia, 418, 443.
Ammonites, 356.
Anachlikia, 564.
Anchois, 623.
andina, Neoditomyia, 90.
Aneura, 556.
Angazidizia, 79, 136, **139-142**, *388*, 397, 400, 404, 422, 423, 426, 431, 435, 440, 451, 454, 455, 456, 458, 459, *460*, 462, 463, 464, 465, 466, 471, 472, **481**, 492, 493, 495, 553, 567, 605, 655.
*Angazidzia**, 567.
Angiospermes, 560.
anglica, Macrocera, 89, 167, 169.
Anisopodidae, 68, 129, 365, 366, 384, 395, 398, *401*, **411**, 420, 422, 426, 452, *456*, 457.
Anisopodiformia, 364, 448, 457, 477.
Anisopodoidea, 39, 384, 448, 449.
Anisopus, 41, 395, *456*, 457.
annulatus, Symmerus, *467*.
annulipes, Heteropterna, 228, 230, 235, 237, 504, 505, 506, 510, 511, 599, 601, 659.
anomala, Paramacrocera, 171, 174, *175*, 176, 488, 571, 572, 601.
anomala, Petiolaria, 635.
anomala, Platyura, 257.
Anomalomyia, 561.
Antefungivora, 431, 439.
Anthomyzidae, 556.
anthracina, Chiasmoneura, 134, 142, **143**, *144*, *145*, **146**, **148**, 437, 439, 472, 486, 570, 657.
Antlemon, 375, 376, 397, 400, 432, 439, **441**, 453.
Antlemon s. str., 376.
Antlemonopsis, 376, 397.
Antliophora, 396.
Antriadophila, 23, 24, 394, 424, 434.
Apemon, 40, 82, 135, 384.
Aphroteniinae, 555, 557.
apicalis, Cerotelion, 193, 500.
Apioceridae, 60.
Apolephthisa, 82, 564.
Apyrtula, 432, 439, 440, **441**.
Arachnocampa, 19, 21, 22, 37, 47, 49, 50, 54, 55, 60, 63, 64, 65, 79, 81, 86, 87, 88, 91, 109, 111, 120, 126, 168, 279, 364, 366, 367, 368, *369*, 370, **371**, 383, 386, *387*, 389, 392, 398, *399*, 401, 402, 406, 410, 411, *412*, *420*, 423, 424, 426, 431, 435, 438, **441**, **444**, 449, 452, 461, **469**, 470, **471**, 473, 474, 476, 477, 480, 501, 560, 566, 600.
Arachnocampa s. str., 54, 124, **127-132**, 438, 441, 451, 480, 566.
Arachnocampinae, **17**, **21**, 25, **47**, **54**, 73, 79, 80, 83, 91, **111**, **117**, 124, 125, **126-133**, 359, **367**, 369, *387*, 394, **397**, **402**, 404, 405, 407, 408, *409*, 415, 419, 421, 423, 425, 426, **431**, 432, 433, **434**, 435, 436, 438, 439, 440, 441, 442, 445, 449, 450, 451, 452, 455, 457, 458, 459, 463, 469, 471, 472, 473, 474, 475, **478-480**, 560, **566-567**, 603, 629.
Araeostylus, 556.
Araucarias, 554, **604**.
Araucoscelis, 450.
Archaeochlus, 635.
Archaeomarrocera, 134, 135, **136**, 159.
archaica, Promacrocera, 163
Archihespernus, 435.
Architipula, **427**, 434, 437, 440.
Architipulidae, *427*.
Archizelmiridae, 20.
arnaudi, Neoceroplatus, 283, *284*, 285, 286, 288, 290, **292**, *293*, *294*, *297*, *298*, 517, 518, 519, 580, 662.
Arthropodes, 124.
Aschiza, 65.
asiatica, Lygistorrhina, 366.
asiatica, Palaeognoriste, 366.
Asilidae, 60, 380, 387, 556.
Asilomorpha, 394.
Asindulum, 24, 30, 40, 66, 67, 73, 376, 398, 400, 436, 439, 453, 459, *460*, 472, 564, 601.
Aspidiona, 405, *418*, 558.
Aspistinae, 402, 450.
Asynapleba, 125, 366, 367, 398, 436, 459, *460*.
Ateleia, **561**.
aterrima, Epicypta, *406*.
aterrima, Macrocera, 164.
Australosymmerus, 379, 384, 407, 410, 420, 421, *457*, 467, 556.
Australosymmerus s. str., 556.
Austrosciophila, 560.
Axymyia, *412*.
Axymyiidae, 408, 410, *412*, 452.
Bacconotidae, 19, 365.
Baeonotini, 19, 365.
Baeonotus, 365.
Baeopterogyna, 426, 443, 444, 564.

Source : MNHN, Paris

balachowskyi, Heteropterna, 225, 248, *249*, *250*, *251*, 588.
balticus, Symmerus, 414.
barettoi, Placoceratias, 305, 307, 308, *309*, 310, *311*, 312, 520, 521, 578, 662.
barettoi⁺ *(Placoceratias)*, 520, 578, 579.
Beauveria, **131**.
beaveri, Xenoplatyura, 22, *474*.
bellulus, Euceroplatus, 214.
bellulus, Keroplatus, 329.
bellulus, Setostylus, 305, 329, **331**, *332*, *333*, **334**, 525, 526, 591, 594, 660, 664.
bellulus⁺ *(Setostylus)*, 593.
Bibio, 87, *369*, *387*, 457.
Bibionidae, 42, 60, 369, 370, 380, **381**, 385, *387*, 403, 404, 450, 457, 475, 476.
Bibioniformia, 18, 359, 364, 370, 477.
Bibionoidea, 18, 19, 29, 390, 425, 476.
Bibionomorpha, 18, 19, 29, 42, 67, 87, 364, 365, 366, 369, 370, 371, 382, 384, 389, 390, 391, 398, 402, 403, 407, 410, 417, 423, 425, 429, 440, **441**, **448**, 450, 452, 455, 457, 467, 473, 474, 475, 476, 564, 573, 629, 630, 633, 634.
bifidus, Setostylus, 329, 331, *332*, *333*, 334, **335**, *525*, 526, 527, 593, 600, 601, 664.
biformis, Keroplatus, 90, 257, *258*, 259, *260*, *262*, 273, 512, 513, 583, 584, 601, 660.
bimaculatum, Cerotelion, 194, 196, 197, *203*, *204*, 501, 657.
bimaculatum⁺ *(Cerotelion)*, 500, 501, 502, 575, 600, *606*
bimaculipennis, Placoceratias, 305, *306*, *307*, 308, *309*, 310, *311*, 520, 662.
bimaculipennis⁺ *(Placoceratias)*, 578, 579.
binerva, Plecio fungivorella, *434*.
bipunctata, Chiasmoneura, 142, *148*, *149*, 150, *151*, 487, 488, 567, 657.
bipunctata⁺ *(Chiasmoneura)*, 486, 487.
bispinosus, Setostylus, 329, 331, *332*, *333*, 334, 335, **337**, 526, 577, 594, 664.
bispinosus⁺ *(Setostylus)*, 525, 526, 593, 594, *616*, *617*.
bistylus, Euceroplatus, 216, *217*, 218, 219, **221**, 466, 502, 503, 504, 658.
Bittacomorphinae, 65.
Bittacus, 408, *409*.
Blattaria, 635.
Blephariceridae, 390, 404, **451**, 556, 557.
Blepharicerimorpha, 408.
Boletina, 82, 123, 393, 426, *443*, 444, 453, 454.
Bolitophila, 37, 82, 126, 131, 134, 367, 369, 377, *418*, 430, 449.
Bolitophilidae, 19, 20, 21, 30, 40, 54, 66, 67, 81, 82, **111**, 126, 131, 134, 165, 360, 364, 365, 366, 367, 368, 369, 376, **383-386**, *401*, 402, *406*, 407, 409, 413, 414, *418*, 419, 420, **421**, 424, 426, **429**, 436, 437, 438, 451, 473, 474, 475, 477, 564.
Bombyliidae, 387, 556.
bougainvillei, Chiasmoneura, 150, 151, **152**, *153*, 486, 487, 657.
Brachycampta, 564.
Brachycera, 29, 30, 32, 60, 65, 380, 381, 382, 383, 387, 389, 394, 423, 425, 426, 450, 452, 454, 455, 457, 467, 556, 557.
Brachypeza, 400.
Bradysia, 38, 87, *368*, *412*.
brasiliensis, Lygistorrhina, 374.
brevicornis, Paramacrocera, 171, *172*, 173, 174, 175, 488.
Brevicornu, 395.
brevistylus, Euceroplatus, 214, 338.
brevistylus, Tergostylus, 338, 340, *342*, 343, 344, 346, 454, *528*, 529, 530, 588, 665.
Burmacrocera, 135, 136, 375, 433.
Calliceratomyia, 364, 367.
calogastra, Truplaya, *405*, *469*.
Calyptrata, 635.
Campava, 54, 124, **132-133**, 438, 441, 451, 480, 566.
Canthylosceldae, 19, 387, 410, 412, 450.
cantrelli, Euceroplatus, 216, 217, 218, 219, *220*, *222*, **223**, 502, 503, 504, 589, 590, 601, 658.
caraibeana, Heteropterna, 225, *228*, 230, 234, *235*, 236, 505, 507, 508, 509, 598, 659.
carbonarius, Keroplatus, 109, 256, 257, *258*, 259, 260, 263, 264, *265*, *266*, 269, 273, *475*, 476, 514, 515, 516, 582, 584, 660.
caribai, Keroplatus, 256, 259, 260, *267*, *268*, 454, 512, 660.
caribai⁺ *(Keroplatus)*, 511-513, 515, 516.
caribai⁺ *s. str. (Keroplatus)*, 513.
carolina, Megacephala, 573.
carolina, Tetracha, 635.
caudata, Macrocera, *167*, 466.
Cawthronia, **561**.
Cecidomyiidae, 19, 30, 142, 163, 364, 365, 380, 385, 389, 390, 473, 564, 632, 633.
Cecidomyioidea, 18, 19, 29, 360, 364, 365, 387, 389, 403, 452.
Celebesomyia, 364, 389.
cenomanica, Schlueterimyia, 21, 23, 187, *188*, 359, 413, *414*, 444, 603.
Centrocnemis, 384.
Ceratopogon, 635.
Ceratopogonidae, 369, 425, 635.
Ceroplatina, 189, 193.
Ceroplatus, 255.
Cerotelion, 66, 79, 89, 90, **111**, 117, 120, 124, 128, 189, 191, **193-205**, 214, 225, 250, 255, 302, 305, 324, 346, 370, 390, 393, 396, 397, 403, 408, 415, 416, 419, 420, 433, **438**, 441, 442, 445, 450, 451, 452, 453, 455, 459, 462, 464, 466, 468, 470, 475, 477, **495**, 498, **499-500-502**, 531, 533, 534, 536, 537, 556, 564, 575, 576, 577, 600, 601, 606, 657, 666.
Cerotelion⁺, 574, 577, 578, 600.
Cerotelion⁺ *s. str.*, **574-576-577**, *624*.
Cerotelionina, 537.
Chaoboridae, 380, 474.
Chauves-souris, 555, 570.
chazeaui, Heteropterna, 225, 226, *228*, *229*, 231, *232*, *233*, 237, *241*, *245*, 247, 252, 478, 505, 506, 507, 597, 598, 659.
chazeaui⁺ *(Heteropterna)*, 506, 507, 508.
Chetoneura, 398, 435.
Chiasmoneura, 37, 79, 134, 135, 136, 137, 139, **142-157**, 366, *388*, 389, 390, 397, 398, 399, 400, 407, 423, 425, 426, **431**, 433, 435, 436, 439, 440, **445**, 449, 451, 455, 458, 459, **461**, 462, 464, 465, 470, 472, **481-482**, **484-485-488**, 492, 493, 495, 548, 553, 554, 567, 569, **571**, 590, 599, 600, 601, 605, *610*, *611*, 655, 657.
Chiasmoneura s. str., 137, 139, **143-148**, 152, 399, 404, 407, 439, **441**, 459, *460*, 464, 471, **481**, 482, **484-486**, 487, 558, 567, 570, 571, 600, 601, 605, 610, 655.
Chiasmoneurella, 136, 137, 143, **157-159**, 366, 388, 390, 400, 423, 431, 434, 435, 436, 440, **441**, 442, 445, 449, 456, 458, 459, *460*, **482**, 492, 493, 533, 567, 605, 655.
Chiasmoneurella⁺, **567**, *569*-**571**, 572, 573, 601, 605.
Chiasmoneurini, **137**, 493.
Chiasognathus, 554.
chilena, Macrocera, *165*.
Chironomidae, 60, 66, 68, 74, 76, 361, 380, 420, 421, 425, 555, 556, 557, 572, 573, 635.
Chironomoidea, 66, 369.
Chorista, 408, 409.
Chrysopa, *387*.
Cicindelidae, 573, 635.
ciliata, Kelneria, 178, *179*, 180, 488, 489.
cinerea, Bolitophila, *401*,*406*.
cingulum, Mycetophila, 68, 74.
clara, Architipula, *427*.
clausus, Keroplatus, 225, 256, 257, *258*, 259, *265*, *266*, 273, 514, 515, 564, 582, 583, 600, 660.
Cloephoromyia, 67, 73, 376, 400, 425, 433, 439, 440, 445, 453, 456, 463, 464, 472.
Clusobra, 389.
cobaltiella, Dinempheria, 403.
Coelophthinia, 420.

Source : MNHN, Paris

coerulea, *Taulyrpa*, 403.
Coleoptera, 126, 370, 554, 573, 635.
Collembola, 203, 361.
collessi, *Chiasmoneura*, *149*, 150, **152**, *153*, 486, 657.
collessi, *Platyroptilon*, 313, 315, 316, 318, *321*, *323*, 324, 392, *393*, 522, 523, 663.
collessi" (Platyroptilon), 521, *522*, 523, 592, 593, 600, 607, *608*, *616*.
collessi" s. str. (Platyroptilon), 592.
colombiana, *Neoditomyia*, 90.
colonoides, *Nematdas*, 635.
commoni, *Tamborinea*, 403, 446.
communis, *Panorpa*, 407, *409*.
concinna, *Archaeomacrocera*, 159.
concinna, *Chiasmoneura*, 143, **144**, *145*, 146, *147*, 486, 610, 657.
concinna" (Chiasmoneura), 570.
concinna, *Macrocera*, 488, 579.
concinnus, *Hesperodes*, 24, 160, 161, 162, 492, 572, 600.
conformis, *Boletina*, *453*.
confusus, *Placoceratias*, 305, *309*, 310, ***311***, 312, 520, 521, 578, 662.
congoensis, *Euceroplatus*, 214.
congoensis, *Tergostylus*, 344.
Coniferes, 554, 560.
Conopidae, 380.
coracina, *Fannia*, 635.
Coraux, **604**.
Cordyla, 395, 397, 400, 410.
Corynoscelidae, 364, 556.
couturieri, *Tergostylus*, 214, 338, 340, 341, 342, *343*, 344, 346, 527, 528, 529, 530, 588, 601, 665.
couturieri" (Tergostylus), 527, 528, 529.
Cramptonomyia, *456*, 457, 458.
Cramptonomyiidae, *456*, 457, *458*.
cressoni, *Heteropterna*, 226, 235, 236, *240*, 464, 508, 510, 554, 596, 598, 659.
Crionisca, 364, 556.
Crocodiles, 604.
crozetensis, *Macrocera*, 22, 55, 164, *166*, 170, *443*, 444.
Crustaces, 56.
Ctenocerididae, 189, **205-210**, 392, 395, 396, 400, 402, 404, 410, 414, 416, 422, 423, 424, 425, 433, 438, 439, 442, **445**, 450, 453, 456, 463, 465, 470, 472, 483, **495-496**, 500, 504, 506, 523, 531, 533, 535, 536, 537, 538, 562, 595, **596**, 600, 601, 607, *608*, 619, *621-622*, 632, 666, 670.
Ctenoceridion s. str., 189, 190, **205-209**, 392, 394, 396, 398, **495-496**, 533, 537, 595, 609, 632, 666, 670.
Culex, 380, 381.
Culicidae, 41, 48, 65, 80, 81, 123, 129, 380, *381*, 382, 383, 396, 397, 408, 421, 422, 474.
Culiciformia, 425.
Culicimorpha, 42, 360, 394, 408, 417, 423.
Culicoides, 635.
Culiseta, 48.
Cyclaneura, **411**.
Cycloneurini, **411**.
cyclophora, *Chiasmoneura*, 135, 142, 143, 144, *145*, 146, *147*, **148**, 484, 486, 487, 570, 657.
Cyclorrhapha, 65, 80, 81, 114, 390, 454, 556.
debilis, *Tanypus*, 129.
decorosa, *Macrocera*, *165*.
defecta, *Lypraneta*, 579.
delamarei, *Neoceroplatus*, 283, 285, 286, *287*, 288, 290, *291*, 292, *294*, *297*, 517, 519, 580, 581, 600, 662.
demoulini, *Hikanoptilon*, 252, *253*, **255**.
dendyi, *Keroplatus*, 193.
dendyi, *Cerotelion*, 193, 204, 500.
Deuterophlebiidae, 390.
Diadocidia, 37, 82, 367, 371, 377, **410**.
Diadocidiidae, 19, 20, 30, 82, 364, 365, 366, 367, 368, **383-386**, 402, 403, 405, 407, 408, 410, 414, 415, 419, 420, 421, 424, 426, 429, 431, 440, 451, 473, 564.
Diamesiinae, 557, 572.
Diamesiini, 573.
Diapriidae, 131.
Dicranomyia, 381, *382*.
Dimorphelia, 394.
Dinempheria, 374.
Dinosaures, 559, 604.
Diopsidae, 380.
Diptera, 30, 39, *40*, **41**, 48, 50, *51*, 54, 56, 60, *64*, 65, 66, 74, 80, 81, 82, 88, 91, 114, 123, 124, 359, 363, 369, 375, 379, 380, 381, 382, 383, 384, 387, 388, 389, 390, 391, 394, 395, 396, 398, 399, 401, 402, 403, 404, 407, 408, 411, 415, 421, 422, 424, 425, 426, 427, 431, 432, 433, 435, 437, 440, 441, 442, 445, 448, 449, 450, 451, 453, 454, 456, 467, 470, 472, 474, 476, 477, 479, 489, 542, 548, 552, 556, 557, 561, 564, 573, 629, 630, 631, 633, 634, 635, 636.
discoloria, *Orfelia*, 564.
dispar, *Keroplatus*, 89, 90, 256, 257, *258*, 259, *261*, *262*, *263*, 264, 269, 271, 273, 514, 515, 583, 601, 660.
dissimilis, *Neoceroplatus*, 285, 286, 288, 290, *291*, ***294***, *297*, 517, 518, 580, 662.
dissimilis" (Neoceroplatus), 518.
Ditomyia, 40, 379, **400**, 402, 406, 410, 420, **421**, 436, *449*, 450, *457*, 468.
Ditomyiidae, 19, 20, 40, 61, 86, 81, 82, 111, 360, 364, 365, 366, 367, 379, **383-386**, 389, 390, 395, 400, 402, 403, 405, *406*, 407, 408, 409, **410**, 411, 414, 415, 418, 419, 420, **421**, 422, 424, 426, 429, 431, 433, 434, 435, 436, *449*, 450, 451, 452, 457, *467*, 468, 473, 474, 475, 476, 477, 555, 556, 564.
Dixidae, 379, 556.
Dolichodactyla, 350, **417**, 418.
Drosophilidae, 123.
dureti, *Duretina*, 189, 211, *212*, 312.
dureti, *Neoceroplatus*, 285, 286, 288, *289*, 290, *294*, **295**, *297*, **517**, 519, 580, 662.
dureti" (Neoceroplatus), 519, 580, 581, 601.
dureti, *Platyroptilon*, 189, 210, 312, 313.
Duretina, 189, 191, **210-213**, 313, 322, 390, 394, 395, 396, 403, 405, 414, 422, 424, 425, 439, 440, **451**, 456, 458, 459, 466, 470, **496**, 523, 531, 535, 536, 537, 538, 565, 587, 595, *617*, *618*, 666.
Dziedzickia, 397.
Echinopodium, **407**.
Eetaetia, 413.
Ectaetiinae, 402, 410, 457.
Ectrepesthonevra, 82, 420, 564.
edwardsi, *Macrocera*, 164, *167*.
edwardsiana, *Chiasmoneurella*, 157, *158*, *159*.
Empididae, 556.
Enchytreidae, 203.
enderleini, *Planarivora*, *396*.
Eohesperimus, 435.
Eopachyneura, 435.
Eosciophila, 23.
ephaemaeroformis, *Macrocera*, 164, 425, **488**, 570.
Ephemères, 129.
Epicypta, 377, 415, 477, 558, 564.
Epidapus, 443.
Eriopterа, 456.
erythropyga, *Truplaya*, 448.
estonica, *Macrocera*, *167*.
Euceroplatus, 90, 189, 192, 193, **214-224**, 255, 324, 329, 338, 340, 389, 392, *393*, 398, 402, 410, **414**, 417, 422, 425, 434, 438, 439, 440, 445, 454, 459, 461, 463, 465, 466, 469, 470, **496**, 498, 499, **502-503-504**, 531, 533, 535, 536, 537, 538, 558, 565, 587, 588, 589, 590, 591, 600, 601, 607, *608*, **612**, *613*, *614*, **615**, 617, *626*, 658, 666.
Euceroplatus", 535, 536, 537, 565, 587, ***588-595***, **607**, *608*, **617**, *619*, *620*, **631**.

Source : MNHN, Paris

Eudicrana, 400, 561.
Eugnoriste, 375, 376.
Euphrosyne, 162.
Eusuchiens, 550.
excavata, *Nauarchia*, 280, *281*, **282**.
Exechia, 400.
Exechiini, 366, 389, 394, 395, 400, 410, 453.
exilis, *Mangas*, 413.
fasciata, *Ditomyia*, *368*, *406*, *476*.
fasciata, *Macrocera*, *62*, **84**, *85*, 89, **99-104**, *112*, ***113***, 114, **117**, *118*, 130, 163, 164, *167*, 168, *169*, 170, 476.
fasciata, *Orfelia*, 79, 90, *405*, *406*, *474*.
fasciata, *Pachyneura*, *427*.
fasciata, *Platyura*, 23.
fasciatum, *Rocetelion*, 324, *325*, 326, *327*, 328, 524, 577, 601, 664.
fasciatus, *Cerotelion*, 324.
fasciatus, *Euceroplatus*, 214.
fasciatus fenestralis, *Euceroplatus*, 214.
fasciatus, *Keroplatus*, 214.
fasciolum, *Rocetelion*, 324, 326, 328, 524, 577, 601, 664.
fasciolus, *Euceroplatus*, 214.
fasciolus, *Keroplatus*, 214, 324.
fascipennis, *Euceroplatus*, 216, *217*, 218, 219, **221**, *222*, 502, 503, 589, 590, 658.
fasciventris, *Lapyrula*, *419*, 446.
femorale, *Asindulum*, 30.
Fenderomyia, 40, 135, 162, 163, 164, 376, 377, 378, 379, 438.
fenestrale, *Rocetelion*, 324, 326, *327*, 328, 524, 573, 600, 664.
fenestralis, *Ceroplatus*, 214, 324.
fenestralis, *Euceroplatus*, 214.
fenestralis, *Heteropterna*, 230, 237, *238*, *241*, 247, 510, 511, 599, 659.
fenestralis, *Keroplatus*, 214, 324.
fenestralis, *Sylvicola*, *401*, 402.
fenestrata, *Chiasmoneura*, 143, 150, 152, *153*, 486, 487, 600, 657.
fenestrata^{+} *(Chiasmoneura)*, 567, 570, 600.
fenestrata, *Macrocera*, 493.
fiebrigi, *Keroplatus*, 256, 257, 259, 260, *267*, *268*, 512, 513, 660.
fiebrigi^{+} *(Keroplatus)*, 512, 513, 515, 516, 581, 586.
filiformis, *Kelneria*, 178, *179*, 180, 488.
filitarsis, *Xenokeroplatus*, 350, *351*, 352, 353, **354**, 530, 531, 595, 665.
fitchii, *Protoplasa*, *427*.
flava, *Arachnocampa*, 130, 132.
flavicauda, *Paracerotelion*, *302*, *303*.
flavicorne, *Cerotelion*, 194, 196, 197, *201*, 501, 657.
flavicosa, *Chiasmoneura*, 142, *149*, 150, *151*, 487, 600, 657.
flavicosa^{+} *(Chiasmoneura)*, 567, 570, 600.
flavifemoratus, *Euceroplatus*, 214.
flavifemoratus, *Tergostylus*, 338, 340, *341*, 342, 343, *344*, 345, 346, 529, 530, 665.
flavovittata, *Heteropterna*, 226, 228, 230, 236, **242**, *243*, *245*, 505, 506, 507, 597, 598, 659.
flavovittata^{+} *(Heteropterna)*, 507, 508.
flexa, *Macrocera*, 164, *167*.
fomentarius, *Fomes*, 266, 586.
Fomes, 269.
Foraminifères, 550.
formosa, *Macrocera*, 377.
Fougères, 604.
Fourmi-lions, 370.
freemani, *Ctenoceridion*, *205*, *207*, 208, 209, 596, *621-622*
Freemaniola, 137, 138, 171, **174-176**, *392*, 399, 423, 461, **483**, 488, 571, 572, 600, 605, 655.
frontalis, *Vockerothia*, *176-178*.
fryeri, *Macrocera*, *167*.
fultoni, *Neoplatyura*, 82, 90, 477.
fultoni, *Platyura*, 90, 91.
fulva, *Betyla*, 131.
funereum, *Cerotelion*, 194, 196, 197, *201*, *204*, 502, 657.
funereum^{+} *(Cerotelion)*, 500, 501, 556, 575, 600, *606*, *624*.
Fungivoriformia, 363.
Fungivoritidae, 20.
fungorum, *Mycetophila*, 30, **11**, *368*, *380*.
fusca, *Rhipidita*, *379*.
fuscithorax, *Keroplatus*, 329.
fuscithorax, *Platocerariias*, 305.
fuscithorax, *Setostylus*, 329, 593.
fuscomaculatus, *Keroplatus*, 256, 257, 259, 260, *270*, 516, 581, 660.
gagnei, *Heteropterno*, 226, 234, *235*, 236, **238**, *246*, 508, 510, 598, 659.
Geneja, 162.
Geoplana, 22, 556.
ghesquierei, *Heteropterna*, 226, *227*, 230, *240*, 508, 510, 511, 596, 601, 659.
ghesquierei^{+} *(Heteropterna)*, 599, 600, *608*, 609, 619, *621-622*, *627*.
Gigantopterida, 550.
giselae, *Dinempheria*, 403.
Glossopteris, 549, 622.
Gnoriste, 30, 37, 376, 564.
Gnoristinae, 55, 82, 168, 377, 378, 390, 394, 395, 397, 475, 477, 542.
golbachi, *Keroplatus*, 256, 259, 260, *267*, *268*, 512, 513, 660.
gorgasi, *Placoceratias*, 305, *309*, 310, *311*, **312**, 520, 521, 578, 662.
grandis, *Macrocera*, 488.
gressitti, *Euceroplatus*, 216, 217, 218, 219, *220*, **223**, 392, 502, 503, 504, 658.
grilloti, *Moriniola*, *443*.
gromieri, *Ralytupa*, *405*,
guarani, *Macrocera*, *165*.
Gymnoceridion, 189, 190, 205, **209-210**, 392, 402, **496**, 500, 504, 506, 533, 535, 537, 538, 595, 609, 632, 666.
Hadroneura, 458.
heimi, *Keroplatus*, 90, 256, 257, 260, 263, 264, *270*, **271**, *368*, 454, 465, 466, 512, 514, 516, 660.
heimi^{+} *(Keroplatus)*, 514, 516, 581.
Helcomyzidae, 168.
Hepialidae, 370.
Hesperinidae, 369, 404.
Hesperinus, 159.
Hesperodes, 24, 37, 60, 79, 136, 137, **159-162**, 376, 388, 389, 390, 391, 403, **414**, 415, 416, 419, 424, 433, 435, 436, 437, 438, 445, 448, 455, 459, 461, 465, **471**, 472, **482**, 489, 490, 492, 564, 572, 573, 574, 575, 577, 600, 605, 629, 655.
Hesperodes^{+}, 567, **572-573**, 574.
Heteropterna, **47**, 90, 111, 124, 191, 193, 205, **225-252**, 255, 340, 395, 396, 398, 402, 404, 414, 416, **417**, 422, 423, 424, 433, 439, 440, 442, 445, **451**, 453, 463, 464, 465, 466, 470, 472, 475, 477, 483, **496-497**, 499, **504-511**, 531, 533, 534, 535, 536, 537, 538, 565, 595, **596-599**, 600, 601, 607, 609, 619, 631, 632, 659, 666.
Heteropterna^{+}, 535, 536, 537, 554, 574, 587, **595-596**-599, **607**, *608*, 609, **619**, *621*, *622*, 632.
Heteropterna s. str., 191, 225, **226-248**, 250, 392, 404, 414, 423, 425, 456, 463, 478, **496**, **504-511**, 537, 538, 595, *597*, *627*, 632, 666.
Heterotricha, 20, 21, 604.
Hikanoptilon, 189, 190, **252-255**, 378, 392, *393*, 395, 396, 398, 403, 404, 407, 410, 414, 415, 416, 417, 422, 424, 433, 436, 439, 440, 441, 442, 445, 450, 471, **497**, 498, 523, 531, 534, 535, 537, 538, 578, 601, 607, 666.
Hikanoptilon^{+}, 535, 562, 574, *578*-**587**, 600, **606**.
Hippoboscidae, 380.
hodeberti, *Neoceroplatus*, 283, *284*, 285, 286, *289*, 290, *294*, **296**, *297*, *298*, 299, 301, 517, 518, 519, 580, 662.
hudsoni, *Cerotelion*, 194, 196, 197, *202*, *204*, 501, 502, 657.

Source : MNHN, Paris

humerale, Cerotelion, 193, 499.
humerale, Rocetelion, 324, 326, *327*, 328, 499, 524, 577, 600, 664.
humeralis, Keroplatus, 324.
hutsoni, Euceroplatus, 216, *217*, 218, **219**, *222*, 502, 503, 589, 590, 658.
hutsoni (Euceroplatus)*, 503, 504, 569, 590, 612, *613*, *614*, *626*.
hybrida, Bolitophila, *368*.
hybrida, Macrocera, 163.
Hymenoptera, 369, 389, 635.
Hyperlasion, 443.
imitans, Plococeratias, 305, *309*, 310, *311*, 312, 520, 521, 578, 662.
imitans (Plococeratias)*, 579, 601.
imperfecta, Heteropterna, 225, 228, 234, *235*, 236, 508, 509, 510, 598, 659.
imperfecta (Heteropterna)*, 598.
Impleta, 564.
inaequalis, Macrocera, 164.
inca, Platyroptilon, 313, 315, *318*, *323*, 521, 523, 524, 663.
incarnata, Macrocera, 163.
incolumis, Euceroplatus, 214, 338.
incolumis, Tergostylus, 338, *339*, 340, 341, *342*, 343, 344, 345, 346, *528*, 529, 530, 665.
inexpectatum, Ctenoceridion, 205, 209, *210*, *621-622*.
infernus, Proapemon, 24, 414.
infumata, Pyrtiaula, 193.
innotatus, Euceroplatus, 329.
innotatus, Keroplatus, 214, 329.
innotatus, Setostylus, 329, 331, *332*, *333*, 335, 526, 594, 664.
innotatus (Setostylus)*, 525, 526, 527, 593, 594, *616*, *617*.
Insectes, 38, 47, 74, 81, 361, 389, 391, 393, 404, 407, 442, 557, 629, 630, 636.
insignis, Lygistorrhina, *372*, *374*, 377, *378*.
insignis, Macrocera, 488.
insignis, Planarivora, 167, 90, 111, 396.
insolita, Angazidzia, 139, *141*, 570.
insolita, Macrocera, 139, 493.
interrogationnis, Promacrocera, 134.
interrupta, Heteropterna, 226, 228, 231, 237, *243*, *244*, *245*, *246*, 506, 507, 597, 598, 659.
interrupta (Heteropterna)*, 506.
inversa, Macrocera, *167*, 90, 111, 396.
Isoneuromyia, 66, 377, 378, 425, 436, 438, 439, 442, 446, 448, 459, 464, 553, 556, 564, 601.
Isopodes, 129.
johannseni, Cerotelion, 194, 196, 197, *200*, 404, 500, 501, 575, 576, 657.
johannseni (Cerotelion)*, 564, 575, 577, 600, 601.
johnsoni, Hesperodes, 24, 159, 160, *161*, **162**, 572, 600.
kaingangi, Macrocera, 164, *167*, 441.
Kelneria, 24, 37, 60, 79, 136, 138, 163, **178-180**, 183, 185, 388, 389, 392, 395, 403, 405, 414, 415, 417, 426, 431, 433, 434, 438, 441, 442, 448, 449, 456, 459, 464, 482, **483, 488-489**, 490, 493, 494, 495, 565, 573, *574*, 600, 633, 655.
Keroplatidae, 17, *18*, *19*, 20, **21-24**, 29, 40, 41, 47, 51, 55, 56, 60, 61, 66, 67, 73, 74, 79, *80*, 82, 88, 90, 111, **114**, 123, 124, 126, 127, 129, 132, 134, 136, 163, 255, 359, 360, 364, 365, 366, 367, 368, 369, 370, **371**, 372, 373, 375, 376, 377, 378, 379, 382, **383-386**, 387, 389, 390, 391, 392, 393, 394, 395, 398, 400, 401, 402, 403, 404, *406*, 407, 408, 409, 410, 411, 413, 414, 415, 416, 418, 419, 420, 421, 422, 423, 424, 425, 426, 429, 430, 431, 432, **433**, 435, 436, 438, 439, **440**, 441, 442, 443, 444, 445, 448, 449, 450, 453, 455, 458, 459, 461, 463, 464, 465, 466, 468, 469, 470, **471**, 472, **473**, 474, 475, 476, 477, *478*-**480**, 483, 488, 489, 492, 493, 497, 512, 542, 543, 548, 551, 552, 553, 554, 558, 561, 564, 565, 566, 572, 599, **600-623**, 629, 630, 633, 634, 635, 636.
Keroplatina, 537.
Keroplatinae, 18, 21, 25, 47, 54, 73, 79, 80, 81, 82, 88, 111, **117**, **124**, 125, 126, 134, 135, 136, 168, **189**, 359, 364, 366, 367, 369, 370, 377, 378, 384, 386, 387, 394, 395, 398, 402, 403, 404, 405, 407, 408, 411, 412, 414, 415, 417, 418, 419, 421, 423, 424, 426, 432, 434, 436, 438, 440, 442, 448, 449, 453, 458, 461, 464, 465, 466, 470, 471, 472, 473, *474*, 475, 478, **479-480**, 483, 490, 492, 495, 536, 566, 567, 574, 606.
Keroplatini, 21, 24, 25, 54, 79, 117, 120, 124, 135, 170, **189-192**, 252, 255, 257, 280, 285, 305, 324, 344, 359, 378, 386, 389, 390, 391, 392, 394, 395, 397, 398, 400, 402, 403, 404, 405, 407, 408, 410, 411, 414, 415, 416, 417, 418, 419, 421, 422, 423, 424, 425, 431, 432, 433, 434, 435, 436, 438, 439, 440, 441, 442, 445, 448, 450, 451, 452, 453, 454, 456, 458, 459, *462*, 463, 464, 465, 466, 468, 469, 470, 471, 472, 473, 475, 477, 483, **495-532-538**, 562, **574-599**, 601, 603, **606-609**, 622, 629, 631, 632, 666.
Keroplatus, 17, 18, 22, 37, 40, 47, 50, 54, 55, 60, 64, 66, 67, 73, 79, 82, 87, 88, 90, 91, 109, 111, 112, **114**, 117, 120, 124, 126, 128, 136, 189, 192, 193, 197, 202, 214, 225, 250, 252, **255-276**, 279, 283, 303, 305, 308, 310, 366, 367, 370, 378, *387*, *388*, 389, 394, 395, 396, 397, 398, *399*, 400, 401, 402, 403, 404, 406, 407, *409*, 410, *412*, 413, 415, 416, 417, *418*, 419, *420*, 424, 431, 435, 436, 439, 440, 442, 444, 449, 451, 452, 454, 455, 458, 462, 463, 464, 465, 469, 471, 472, 473, 475, 476, 477, 478, 495, **497**, 500, **511-513-514-516**, 531, 533, 535, 537, 538, 562, 578, 579, **581-582-585-587**, 591, 593, 599, 600, 601, 606, *607*, *612*, *625*, 631, 632, 660, 666.
Keroplatus s. str., 225, 283.
Keroplatus s. l., 89, 531, **533-537**.
*Keroplatus**, 533, 579.
kirkspriggsi, Platyroptilon, 313, 315, 316, 318, **320**, *321*, 322, 522, 523, 592, 663.
kirkspriggsi, (Platyroptilon), 616*.
lacrymans Serpula, 198.
Lampyridae, 132.
lanei, Paramacrocera, 171, 174, *175*, 176, 488, 571, 572, 601.
lanei, Platyroptilon, 313, 315, *318*, *320*, *323*, 521, 522, 523, 524, 663.
lanei (Platyroptilon)*, 523, 591.
Laneocera, 137, **142**, 493.
Lapyruta, 189, 407, 418, *419*, *446*.
laterociliata, Heteropterna, 226, 228, 231, 235, 237, *243*, *244*, *245*, **246**, 506, 507, 659.
laticornis, Platyura, 193.
lauroi, Neoceroplatus, 283, 284, 285, 286, *287*, 288, 290, *291*, *294*, *297*, *298*, 301, **471**, 517, 518, 519, 580, 662.
lauroi (Neoceroplatus)*, 580.
lauroi s. str. (Neoceroplatus)*, 518, 519.
Laurypta, 401, 418, 434, 441, 472.
Leia, 380, 562.
Leiinae, 20, 377, 378, 389, 390, 397, 400, 416, 443, 561.
Lémuriens, 604.
Lepidoptera, 370, 570.
Leptogaster, 380.
leptogaster, Speolepta, 68, 89, 168, 435, 475, 477.
Leptomorphus, 55, 82.
Lestremiinae, 19, 365, 389.
leucoceras, Cerotelion, 194, 196, 197, *203*, *204*, 501, 657.
Limnophila, *399*
Limonia, *381*.
Limoniidae, *381*, *399*, *456*.
lineata, Tipula, 193.
lineata, Platyura, *255*.
lineatum, Cerotelion, 89, 90, 112, 126, 193, *194*, *195*, 196, *197*, 198, *199*, *200*, 205, 269, 367, 461, *462*, 472, 500, 501, 576, 583, 657.
longibrachiata (Macrocera), 167.
longimanus, Keroplatus, 305.
longimanus, Plococeratias, 305, 308, *309*, 310, *311*, 312, 442, 520, 521, 578, 579, 601, 662.
longimanus (Plococeratias)*, 521, 578.
luminosa, Arachnocampa, **30**, *31*, **38**, *41*, **42**, **49**, 50, **51**, *53*, 54,

Source : MNHN, Paris

55, **56**, *57*, **61**, *62*, **69**, *70*, **73**, *75*, 83, 88, 89, ***91-98***, ***112***, 114, *116*, **117**, 126, **127-132**, 367, 369, 370, *406*, 566.
luminosa, *Bolitophila*, 126, 127, 279.
Lutarpya, 189, 402, 407, 418, 424, 441.
Lutarpyella, 417.
lutea, *Macrocera*, **32**, *33*, **38**, ***43***, *44*, **49**, **52**, *53*, *55*, *57*, **58**, **61**, *62*, 67, **69**, *71*, **76**, *77*, 84, 89, 162, 163, 164, *406*.
Lycoria, 23.
Lycoriella, 30, 38, 74, 82.
Lygistorrhina, 366, 371, 373, 374, 376, *412*.
Lygistorrhinidae, 19, 20, 21, 61, 135, 364, 365, ***371-383***, **383-386**, 394, 395, 397, 400, 409, 410, 411, *412*, 416, 419, 420, 421, 424, 429, 431, 441, 444, 451, 554.
Lyprauta, 425, 434, 439, 440, 441, 562, 601.
Lystrosaurus, 549, 622.
Maborfelia, 435.
macilenta, *(Plautyra)*, *437*.
macleayi, *Heteropterna*, 225, 226, *227*, *228*, 230, 232, 233, 236, *245*, *246*, 505, 506, 507, 510, 597, 659.
macleayi˚ *(Heteropterna)*, 504, *505*, 506, 507, 511, 537, 596, 597, 598, 599, 600, *608*, 609, *621-622*, *627*.
macleayi˚ *s. str. (Heteropterna)*, 507, 508.
Macrocera, 21-24, 33, 37, 40, 44, 47, 50, 54, 55, 60, 64, 66, 73, 79, 80, 82, 83, 84, 87, 88, 89, 91, 109, 111, 112, 120, 124, 134, 135, 136, 137, 138, 139, 142, 143, **162-170**, 171, 173, 174, 366, 376, 377, *387*, 392, 394, 395, 398, *399*, 400, 401, 402, 404, 405, *409*, *412*, 413, 414, 415, *418*, 419, *420*, 423, 424, 425, 426, 431, 433, 435, 436, 438, 441, 444, 449, 451, 458, 459, *460*, 464, 466, 468, 469, 471, 472, 473, 475, 476, 477, 479, **482-483**, 488, 489, 492, 493, 542, 548, 561, 564, 567, 573, 600, 605, 631, 655.
Macrocera˚, **492-493**, 567.
Macroceridae, 21, 40, 135, 365.
Macrocerina, 134.
Macrocerinae, 17, 21, 23, 25, 30, 37, 47, 54, 56, 73, 79, 81, 117, 124, 125, 126, **134-188**, 359, 364, 366, 369, 370, 376, 378, 384, 386, 388, 389, 390, **391**, 394, 395, 397, 398, 399, 402, 403, 404, 405, 407, 408, 409, 410, 411, 412, 414, 415, 416, 417, 418, 419, 420, 421, 422, 423, 424, 425, 426, 429, 431, 432, 434, 435, 436, 438, 439, 440, 441, 442, 445, 449, 451, 452, 453, 455, 458, 459, 461, 463, 464, 465, **466**, 467, 468, 469, 471, 472, 473, 474, 475, 478, ***479-495***, 566, **567-574**, 603, **605**, 629, 655.
Macrocerini, 21, 136, **137**, 139-178, 187, 366, 403, 412, 414, 415, 416, 425, 426, **431**, 433, 434, 439, 440, 441, 455, **461**, 462, 465, 469, 480, 481, 489, ***490-491-493***, 494, 495.
Macrochile, 66.
Macropezinae, 142.
Macrorrhyncha, 376, 400, 432, 441, 459, 472, 564, 601.
magnifica, *Lameocera*, **142**, 143.
major, *Cerotelion*, 225.
major, *Heteropterna*, 226, 235, 505, 508, 510, 598, 600, 659.
major Keroplatus, 24.
major, *Pleciofungivora*, 433.
Mallochinus, 124, 191, 225, 255, **276-280**, 378, 390, 397, 407, 410, 414, 416, 422, 431, 433, 439, 441, 442, 445, 449, 450, 459, 462, 464, **466**, 469, **497**, 531, 533, 534, 537, 574, 575, 576, 601, *606*, *624*, 666.
Mammifères, 563, 635.
mangalorensis, *Mallochinus*, 276, 574.
Mangas, 21.
Mangasiae, 21, 604.
Manota, 397.
Manotidae, 19, 364, 365.
Manotinae, 19, 366.
Manotini, 19, 390, 391.
marcellae, *Chiasmoneura*, 143, **155**, *156*, 487, 492, 657.
marginata, *Platyura*, 90, **112**.
Marsupiaux, 550.
martynovi, *Echesperinus*, *434*.
mastersi, *Keroplatus*, 276.
mastersi, *Mallochinus*, 276, *277*, *279*, 280, 574.
matilei, *Macrocera*, 488.
Mecoptera, 66, 360, 378, 381, *382*, *387*, 389, 391, 396, 397, 398, **401**, 407, 408, *409*, 411, 415, 455.
Mecopteroidea, 66, 383, 391.
melanopoda, *Macrocera*, 23.
Melosymmerus, *457*, 458.
mendax, *Platyroptilon*, 313, 314, 316, *317*, ***319***, *320*, *323*, 523, 663.
mendosa, *Platyura*, 40.
mesenterica, *Auricularia*, 198.
Mesociophila, 440.
Mesosciophilidae, 21.
Mesosciophilinae, 20, 364, 365.
Metanepsia, 396, 397.
Metanepsiinae, 396, 397.
mexicanus, *Keroplatus*, 256, 259, 263, 472, 512, 513, 586, 660.
mexicanus˚ *(Keroplatus)*, 581, 586.
Micrapemon, 418, 432, 435, 441, 472.
Micrepimera, 136, 138. 178, **180-182**, 378, *388*, 391, 394, 400, 405, 411, 412, 414, 415, 416, 433, 434, 435, 436, 439, 441, 451, 459, 463, 466, 470, **483**, 489, 493, 494, 495, 565, 573, 631, 655.
Micrepimera˚, 494, 574.
Micropezidae, 380.
Microporaceae, 233.
miersii, *Platyroptilon*, 312, 313, *314*, 315, *316*, *317*, 318, *319*, *320*, *323*, *393*, 663.
miersii˚ *(Platyroptilon)*, 521, 523, 591.
miersii, *Platyura*, 312.
miersii˚ *s. str. (Platyroptilon)*, 523.
militaris, *Keroplatus*, 225, 257, *258*, 259, 260, 263, *265*, *266*, 274, 410, *462*, 464, 515, 582, 660.
militaris˚ *(Keroplatus)*, 512, 515, 516, 581, 583, 584, 600, 606, *607*, *625*.
milligani, *Chiasmoneura*, 143, 150, *153*, 486, 657.
milligani˚ *(Chiasmoneura)*, 486, 487.
milligani, *Macrocera*, 493.
minimax, *Keroplatus*, 283.
minimax, *Neoceroplatus*, 283, *284*, 285, 286, *287*, 288, *289*, 290, **291**, 292, 293, *294*, 295, 296, *297*, *298*, 299, 300, 301, *462*, 463, 517, 518, 519, 580, 581, 662.
minimax˚ *(Neoceroplatus)*, 518.
mirabilis, *Srilankana*, *185*, **187**.
mirei, *Cloeophoromyia*, *463*.
misionensis, *Platyroptilon*, 312, 313, 314, 316, *317*, *319*, *320*, *323*, 523, 663.
Monocentrota, 394, 395, 407, *418*, 432, 459, 472.
Monoclona, 123, 564.
monostylus, *Neoceroplatus*, 285, 286, 288, 290, *294*, *297*, *298*, **299**, 517, 518, 519, 580, 581, 662.
montano, *Macrocera*, 164.
montana, *Heteropterna*, 226, 228, 230, 231, 235, 237, *243*, *244*, ***245***, 506, 507, 659.
montanum, *Asindulum*, *40*.
monticola, *Neoplatyura*, 561.
Morganiella, 561.
Moriniola, 443, 444.
Multituberculés, 550.
Musca, 48, 401.
Muscidae, 48.
Muscoidea, 407, 637.
Muscomorpha, 65, 394, 403.
Mycetobia, 39, 40, 189, 193.
Mycetobiidae, 364, 365, 383, 384.
Mycetophila, 30, 37, 68, 74, 82, 88, 123, *369*, *449*, 450, 556, 558, 564.
Mycetophilidae, 19, 20, 21, 30, 32, 37, 40, 48, 55, 61, 68, 79, 82, 87, 88, 111, **134**, 168, 360, 364, 365, 366, 367, 368, 370, 372, 373, 374, 375, 376, 377, 379, 380, 381, 382, **383-386**, 389, 390, 393, 394, 395, 396, 397, 400, 401, 402, 403, 405,

Source : MNHN, Paris

406, 407, 408, 410, 411, 413, 414, 415, 416, 417, 418, 419, 420, **424**, 426, **429**, 431, 432, 433, **435**, 436, **439**, 441, 443, *449*, 453, 458, 472, 473, 475, 477, 478, 542, 556, 558, 560, 561, 562, 564, 572.
Mycetophiliformia, 18, **19**, 20, 359, 360, 364, 365, 370, 387, 402, 406, 407, **424**, 425, 438.
Mycetophilinae, 37, 82, 366, 368, 369, 377, 378, 389, 390, 400, 405, 408, 409, 413, 415, 416, 478.
Mycetophilini, 79, 377, 400, 405, 406, 410, **411**, 417, 418, 431, 441, 477.
Mycetophiloidea, 17, **18-21**, 29, 30, 37, 38, 39, 40, 48, 51, 54, 55, 56, **61**, 64, 66, *68*, 74, 79, 81, 82, 84, 87, 88, 91, 111, 112, 114, 123, 131, 134, 142, 163, 168, 359, 360, 363, 364, 365, 366, 367, 368, 369, 370, 374, 375, 378, 379, **383-386**, 387, 388, 389, 390, 393, 394, 395, 396, 397, 398, 399, 401, 402, 403, 404, 405, 406, 407, 408, 409, **410**, 411, 413, 414, 415, 417, 418, 419, **420**, 421, 422, 423, **424**, 425, 426, *427*, *428*, 429, 430, 432, 433, 434, 435, 436, **438**, 439, **440**, **441**, 443, 448, **449**, 450, 451, 452, 453, 456, **457**, 458, 461, 464, 467, 468, 470, 472, 473, 474, 475, 476, 477, 478, 480, 483, 489, 542, 548, 552, 556, 560, 562, 564, 566, 574, 604, 629, 630, 631, 632, 633, 635.
Mycomya, **30**, 34, 37, 82, 371, 393, 407, 556, 558, 561, 564, 572.
Mycomyinae, **20**, 37, 55, 82, 367, 374, 389, **400**, 403, 407, 416, 432, 433, 435, 436, 443, **561**.
Mydidae, 60.
myersi, Hendea, 131.
Myamaridae, 635.
Myopa, 380.
Nannochorista, *387*.
Nauarchia, 189, 192, **280-283**, 378, 391, *392*, 398, 402, 403, 405, **410**, 411, 414, 421, 425, 432, 433, 437, 449, 452, 462, 466, **469**, 470, **471**, 483, 490, 496, **497**, 498, 499, 531, 533, 534, 535, 537, 538, 565, 587, 595, *617*, *618*, 631, 666.
Neanurinae, 361.
Nematocera, 29, 30, 32, 39, **41**, 60, 66, 67, 68, 73, 74, 80, 88, 91, 95, 129, 135, 360, 365, 370, 378, 379, 380, 382, 383, 385, 387, 389, 390, 391, 394, 395, 397, 398, 399, 401, 402, 404, 408, 411, 415, 416, 417, 421, 422, 423, 425, 426, 437, **441**, 445, 451, 452, 454, 455, 458, 464, 466, 467, 477, 556, 629, 633, 636.
Nemestrinidae, 556, 557.
nemoralis, Orfelia, 471.
Neoallocotocera, **561**.
Neoantlemon, 394, 433, 436, 438, **441**, 556, 601.
Neoaphelomera, 556.
Neoceroplatus, 37, 79, 192, 255, **283-301**, 390, 392, 394, 395, 397, 398, **400**, 403, 407, 417, 425, 433, 435, 438, 439, **440**, 441, 445, 451, 452, 463, 465, 466, 471, **472**, **498**, 500, **517-518-519**, 533, 533, 537, 538, 562, 578, ***580-581***, 598, 601, 607, 631, 662, 666.
Neoditomya, 22, 90, 132, 189, 389, 407, 418, 425, 435, **441**.
Neoempheria, 374, 556, 558, 562.
Neoplatyura, 22, **40**, 66, 90, 411, 426, 439, **440**, 448, 453, 456, 464, 472, 556, **561**, **601**.
Neosciara, 82.
nepalensis, Macrocera, 164, *167*.
Nepenthes, 22.
Nephrotoma, 65, 450.
Nervijuncta, 364, 367, 379, 384, 436, 556.
Neuroptera, *387*.
Nicholsonomyia, 24, 378, 396, 403, 405, 417, 436, 438, 441, 446, 464.
niger, Cerotelion, 204, 500.
nigrescens, Heteroptera, 231, 237, *239*, **248**, 510, 511, 599, 601, 659.
nigrescens, Keroplatus, 225.
nigrescens, Keroplatus (*Heteroptera*), 225.
nigrum, Asindulum, 30, *376*.
nipponicus, Keroplatus, 90, 256, 257, *258*, 259, *262*, *263*, 273, 514, 515, 516, 583, 584, 601, **660**.
*nipponicus** (*Keroplatus*), 601.
nobilis, Macrocera, 168, 413, 488, 564, 600.
noda, Platyura, 23, 24.
notaticoxa, Ceroplatus, 214.
notaticoxa, Euceroplatus, 214, *215*, 216, 217, 218, *222*, 502, 504, 589, 601, 658.
*notaticoxa** (*Euceroplatus*), 503, **504**, 590, 600, 612.
*notaticoxa** *s. str.* (*Euceroplatus*), 589, 590, 591, 612, *613*, *614*, *626*.
Nothofagus, 557, 604.
Novakia, 564.
nubeculosa, Limonia, *381*.
nudipes, Bacopteroguna, *443*.
nuptialis, Panorpa, *382*.
Nymphomyiidae, 417.
obscurus, Keroplatus, 193.
ochracea, Urytalpa, 90, 170, 371, 475.
Oestridae, 635.
officiosus, Euceroplatus, 216, 217, 218, 219, *220*, **224**, 502, 503, 504, 658.
Ohakunea, 556.
Oiseaux, 555, 570.
Orfelia, 17, 18, 22, 23, 24, 37, 40, 56, 66, 67, 82, 90, 111, 135, 170, 189, 312, 364, 366, 370, 378, 384, 390, 395, 398, 405, 410, 417, 426, 433, 439, 441, 445, 453, 459, *460*, 463, 464, 472, 476, 564, 601.
Orfeliini, 18, 21, 22, 23, 24, 37, 54, 55, 73, 79, 117, 120, 136, 189, 190, 193, 257, 350, 360, 366, 375, 378, 387, 389, 390, 391, 393, 394, 395, 396, 397, 398, **400**, 401, 402, 403, 404, 405, 407, 410, 411, 412, 413, 414, 417, 418, 419, 421, 422, 424, 425, 431, 432, 433, 434, 435, 436, 438, 439, 440, 441, 442, 443, *444*, 445, 446, 448, 451, 453, 454, 456, 458, 459, 463, 464, 468, 469, 471, 472, 473, *474*, 477, 478, 479, 542, 553, 554, 556, 558, 561, 562, 564, 572, 579, 587, 601, 609, 631, 632, 633.
ornata, Macrocera, *165*, 425, 488.
ornativentris, Keroplatus, 256, 257, 259, 260, *267*, *268*, *462*, 463, 512, 660.
Orphnephilidae, 380.
Orthoptera, 39.
Orthorrhapha, 18, 60, 65, 80, 81, 387, 393, 467, 556, 557, 635.
Pachyneura, *369*.
Pachyneuridae, 114, 364, 369, 370, 383, 384, 410, *427*, 429, 440, 441.
Pachyneuriformia, 370, **410**.
Pachyneuroidea, 390.
Pachyrrhina, 450.
pacifica, Euthyrrhapha, 635.
paiconeal, Neoceroplatus, 283, 285, 286, 288, 290, *293*, *294*, 295, 296, *297*, 517, 518, 519, 580, 662.
Palaeognoriste, 366, 373, 374, 375, 376, 383, **409**, 421, 554.
Palaeoplatyura, 24, 30, 40, 66, 125, 135, 366, 367, 384, 414, 421, **434**, 435, 436, 438, 442, 459, 572.
Palaeoplecliidae, 20, 435.
Palmiers, 604.
Panorpa, 389, 408, *409*
papaveroi, Keroplatus, 256, 257, 259, 260, *267*, *268*, 512, 513, 660.
papua, Platyroptilon, 313, 315, **316**, 318, *321*, **322**, 522, 523, 663.
Paracerotelion, 189, 191, **302-303**, 324, 378, 391, 392, *393*, 397, 405, **410**, 416, 424, 433, 436, 438, **439**, 445, **451**, 453, 458, 463, 465, 466, 469, 471, **498**, 531, 533, 534, 537, 538, 574, 577, 578, 601, *606*, 607, 666.
*Paracerotelion**, 574, *577*-**578**.
Paralela, 556.
Paramacrocera, 37, 60, 134, 135, 136, 137, 138, 157, **171-176**, 388, 392, 395, 397, 399, 400, 423, 425, 431, 434, 435, 442, 455, 456, 459, 461, 464, 465, 470, 481, **483**, **488**, 489, 492,

Source : MNHN, Paris

493, 494, 548, 553, 556, 560, 567, ***571-572***, 573, 575, 600, 601, 605, 655.
*Paramacrocera**, 533, 567, 573.
Paramacrocera s. str., 137, 138, **171-173**, *388*, *392*, 400, 412, 426, 440, 441, 452, 453, 461, 482, **483**, 488, 492, 560, 571, 572, 600, 655.
Paramanota, 390.
Paramorganiella, 398, 560, 561.
Paratinia, 564.
Paratrizygia, 556.
Parempheriella, 374.
Parvicellula, 556.
paucimaculatus, *Euceroplatus*, *215*, 216, 217, 218, 219, **221**, *222*, 502, 503, 658.
*paucimaculatus** *(Euceroplatus)*, 503, 504, 589, *590*, 591, 600, 601, 612, *613*, *614*, *626*.
pectinatum, *Ctenocerídion*, 670.
pectinatus, *Cerotelion*, 670.
pectinissima, *Metamepsia*, 396.
Pelecorhynchidae, 557.
penai, *Platyroptilon*, 313, 314, *318*, *320*, *323*, 521, 523, 524, 663.
pendeburyi, *Cerotelion*, 193, 194, 195, 196, 197, *200*, **204**, 470, 500, 501, 575, 657.
*pendleburyi** *(Cerotelion)*, 500, 502, 575, 601, *606*, *624*.
penicillata, *Macrocera*, 164.
penicillata, *Ralytupa*, *454*.
pentophthalmus, *Keroplatus reaumurii*, *261*, *263*, 583.
perdistincta, *Heteropterna*, *225*, 234, *235*, 236, **239**, 242, 508, 510, 598, 659.
*perdistincta** *(Heteropterna)*, 510, 598, 601.
phalerata, *Macrocera*, 89, *165*, 167, 170.
Pholcidae, 349.
Phoroidea, 635.
Phronia, 82, 477, 556, 564.
Phthinia, 82, 400, 426, 556.
Phylocentropus, 573.
Phytosciara, 82.
pictipennis, *Lygistorrhina*, 374.
pictipennis, *Macrocera*, *165*.
pictipennis, *Setostylus*, 329, 331, *332*, *333*, 334, *336*, 461, *525*, 526, 527, 593, 664.
*pictipennis** *(Setostylus)*, 525, 526, 593, 600, *616*, *617*.
picta, *Macrocera*, 164.
pilosa, *Macrocera*, *167*, 466.
pipiens, *Culex*, *381*.
Placoceratias, 192, 255, **305-312**, 389, 391, 392, 394, 397, 401, 404, 407, 413, 414, 422, 424, 425, 433, 439, 440, 441, 442, 445, 451, 452, 454, 459, *460*, 466, 468, 470, 472, **498**, 500, ***520-521***, 531, 533, 534, 535, 537, 538, 562, **578-579**, 607, 662, 666.
*Placoceratias**, 533, 534, 535, 536, 537, 578.
Planaires, 22, 90.
Planarivora, 22, 112, 143, 369, 393, *396*, 397, 398, 435, 556, 601.
Plastosciara, 82.
Platurocypta, 377, 411, *412*.
Platyceridion, 189, 389, 395, 396, 418.
Platypezidae, 65.
Platypezina, *65*.
Platyprosthiogyne, 377, 405.
Platyroptilon, 189, 191, 211, 214, 252, **312-324**, 329, 346, 392, 394, 395, 396, 398, 410, 423, 424, 441, 445, 452, 463, 465, **469**, 471, 496, **498**, ***521-522-524-525***, 531, 533, 534, 535, 536, 537, 538, 548, 565, 587, 588, 589, *591*, *592*, 595, 596, 600, 601, 607, *608*, ***615***, ***616***, 617, 631, 663, 666.
*Platyroptilon**, 534, 535, 536.
Platyura, 17, 23, 24, 40, 66, 67, 82, 135, 159, 189, 193, 384, 396, 414, *418*, 423, 424, 434, 435, 438, 439, 445, 459, 564, 601.
Platyuridae, 40, 189.
Platyurinae, 111, 112.
Plautyra, 436, 437, 439, 440.
Plecia, 42, 404, 450.
Plecofungivorella, 435.
Plecíofungivoridae, 20, 21, 364, 384, 426, *432*, 433, *434*, 435, 439.
Plecíomimidae, 21, 433, 439.
Plecoptera, 129, 432.
ploktophilus, *Euceroplatus*, 214, 338.
ploktophilus, *Tergostylus*, 338, *339*, 340, 341, *342*, 343, 346, 454, 527, *528*, 530, 588, 601, 665.
Pnyxia, 443.
Podonominae, 66, 361, 555, 557, 572.
Podonomini, 557.
Polistes, 269, 446.
polybioides, *Isoneuromyia*, 446.
Polylepta, 420.
Polyporaceae, 20, 22, 310.
Praepeman, 24, 396.
Probolaeus, 366, *373*, 374, 376.
Proceroplatus, 24, 40, 66, 384, 407, 418, 425, 459, 471, 472, 554.
Procyloneura, 400.
Prochiasmoneura, 137, 139, 143, *148*, **149-154**, 155, 397, 398, 407, 433, 455, 459, 461, 465, 471, 472, **481**, **482**, 484, **486-487**, 554, 567, 570, 571, 600, 610, 655.
Promacrocera, 134, 135, 162, 163, 164, 438.
Protoligoneuridae, 440.
Protoplasa, 408, *409*, 429. 435, 441.
Protoplecíidae, 21.
Protorhyphidae, 366.
Psectrosciara, 410, 413.
Psectrosciarinae, 410.
Pseudexechia, 564.
Pseudoalysiina, 418, 560.
Pseudoplatyura, 394, 561, 601.
Pseudosciara, 426.
Psychodidae, 129, 379, 383, 404, 411, 556.
Psychodomorpha, 360, 417, 423, 448.
Pterogymnus, 429.
Pteronidea, 389.
Ptychopteridae, 65, 451.
Ptychopteroidea, 402.
pulchella, *Chiasmoneura*, 137, 143, *149*, 151, 486, 487, 657.
pulchra, *Macrocera*, 164, 441.
Pulex, 30.
pullata, *Hadroneura*, *457*.
pumillo, *Macrocera*, *167*.
punctata, *Mycetophila*, 30.
punctícosta, *Macrocera*, *165*, 425, 488.
punctipennis, *Microphlebina*, 180, *181*, **182**.
punctipes, *Neoceroplatus*, 283, 284, 285, 286, 288, *289*, *294*, *297*, *298*, 299, **300**, 517, 518, 519, 580, 662.
pusillus, *Trichoniscus*, 203.
Pyratula, 395, 403, 432, 433, 441.
Pyrtaula, 377, 413, 459, 464, 556, 601.
Pyrtulina, 439, 440, 441, 459.
quadripunctata, *Heteropterna*, 232, 235, 237, 248, 510, 511, 599.
*quadripunctata** *(Heteropterna)*, 599, 600, *608*, 609, 619, *621-622*, *627*.
quadripunctata septentrionalis, *Heteropterna*, 225.
quadripunctatus, *Ceroplatus*, 225, 248.
quadripunctatus septentrionalis, *Cerotelion*, 225.
quinquemaculata, *Chiasmoneura*, 143, 144, *145*, 146, *147*, 484, 486, 487, 570, 657.
quinquemaculata, *Macrocera*, 143, 493.
racovitzai, *Cerotelion*, 194, 195, 196, 197, *200*, 459, 500, 501, 576, 657.
radiata, *Brachypeza*, 112.
Ralytupa, 403, 410, 411, 413, 436, 440, 453, 454, 471, 472.

Source : MNHN, Paris

ramicornis, Platyroptilon, 312, 313, 314, 316, *317*, *319*, *320*, *323*, 523, 663.
reaumurii, Keroplatus, **38**, 45, *46*, *55*, *63*, *78*, 79, 90, *108*, 111, **114**, *115*, 202, 256, 257, *258*, 259, *260*, *262*, *263*, 264, 269, 271, *272*, *274*, *462*, 463, 514, 515, 564, 583, 600, 660.
reducta, Robsonomyia, *183*, *184*.
regelationis, Trichocera, *467*.
reticulata, Rhaetofungivora, 431.
Rhaetofungivora, 434, 435, 437, 440.
Rhactofungivoridae, 431, *432*.
Rhagio, *387*, 455, 467, 468.
Rhagionidae, 60, 65, *387*, 452, 454, 455, **457**, *467*, 556.
Rhipidita, 364, 367, 379, 410, 420, 421.
Rhopalocera, 570.
Rhopalomeridae, 380.
Rhynchoheterotricha, 375, 376.
Rhynchoplatyura, 189, 375, 376, 378, 435, 436, 439, 441, 558.
Rhynchorfelia, 189, 376, 558.
richardsae, Arachnocampa, 73, 132, *133*, 280.
riparius, Xenokeroplatus, 350, 352, *353*, **354**, **470**, 530, 531, 595, 665.
rivalis, Euceroplatus, 216, 217, 218, 219, *220*, 222, 502, 503, 504, 658.
rivalis' (Euceroplatus), 590, **601**, *613*, *614*
Robsonomyia, 37, 54, 136, 138, 176, **183-184**, 185, 376, *388*, 397, 400, 405, 410, 417, *418*, 419, *420*, 423, 428, 429, 432, 434, 435, 436, 438, 441, 442, 445, 459, *460*, 465, 468, 469, 470, 479, **484**, 489, 492, 493, 494, 495, 565, 573, 574, 655.
Robsonomyiini, 21, **124**, 136, **137**, **178-187**, 180, 187, 408, 412, 414, 415, 433, 438, 440, **441**, 442, 463, 464, **469**, 480, 483, 484, 489, 490, 492, **493-494**, 495, 565, 573-**574**, 595, 601, 605, 655.
robur, Quercus, 266.
Rocetelion, 79, **192**, 193, 214, **324-328**, 392, 397, 405, 408, 415, 417, 421, 422, 424, 425, 433, 442, 451, 452, 463, 465, 466, 469, 470, 472, **498**, 499, **524-525**, 531, 533, 534, 537, 538, 564, 574, 575, 577, 578, 601, *606*, 607, 664, 666.
Rofelia, 189, 389, 407, 418.
rufobrunneus, Setostylus, 329, 331, *332*, *333*, 334, 335, **337**, *525*, 526, 594, 664.
rufus, Euceroplatus, 214,
rufus, Keroplatus, 214, 257, 259, 260, *270*, 514, 515, 516, 583, 584, 601, 625, 660.
rufus', Keroplatus, 581, *625*.
rugosum, Stereum, 198.
rustica, Sama, 134, 163.
Rutylapa, 411, 413, 459, 472, 558.
Rymosta, 74.
Rypatula, 403, 433, 441, 556, 601.
Sama, 134.
samiri, Keroplatus, 283.
samiri, Neoceroplatus, 283, 285, 286, 288, 290, *291*, **292**, *294*, *297*, 517, 519, 580, 581, 598, 600, 662.
sanctaecatharinae, Lygistorrhina, 374.
sanctaecatharinae, Probalaeus, 377.
scaber, Porcellio, 203.
scalaris, Fannia, 635.
Scatopsciara, 418.
Scatopsidae, 19, 360, 364, 387, 390, 402, 403, 404, 408, 410, 412, 413, 415, 448, 449, 450, 452, 457, 475, 477.
Scatopsinae, 402, 403, 409.
Scatopsini, 410.
Scatopsoidea, 18, 19, 360, 365, 387, 390, 402, 410, 413, 425, 476.
Sceptonia, 405.
Schizocyttara, 438.
Schlueterimyia, 24, 60, 136, 137, **187-188**, 414, 415, 416, 417, 418, 422, 423, 424, 425, 426, 433, 434, 435, 436, 438, 439, 440, 448, 449, 455, 470, 479, 490, 600, 605.
Sciadoceridae, 556, 635.
Sciara, 38, 40, 87, *380*.
Sciaridae, 19, 20, 21, 30, 38, 40, 51, 54, 55, 56, 61, 66, 79, 82, 87, 88, 92, 98, 111, 135, 169, 364, 365, 366, 370, 375, 376, 379, 380, 381, **383-386**, 390, 396, 397, 408, 409, *412*, 413, 414, 418, 419, 420, 421, 424, 426, 429, 431, 436, 439, 441, 442, 443, 444, 449, 450, **451**, 453, 473, 632.
sciariforme, Palaeognoriste, *372*, *374*, *377*, *378*.
Sciomyzidae, 631.
Sciophila, 82, 123, 169, 564.
Sciophilidae, 364, 365.
Sciophilinae, 37, 55, 61, 82, 88, 366, 367, 377, 378, 389, 400, 407, 411, 413, 426, 433, 443, 542.
Sciophilini, 82.
scolopaceus, Rhagio, *455*, 467.
Scrobicula, 124, 191, 225, **248-252**, 402, 405, 423, 424, 439, 453, 456, 463, 466, 478, **496-497**, 504, 534, 537, 538, 595, 596, 666.
scurror, Platyroptilon, 313, 315, 318, *321*, **322**, 522, 523, 592, 663.
Scythropochroa, 82.
semirufa, Isoneuromyia, 112, 564.
semilugens, Stereum, 233.
Sepsidae, 380.
septentrionalis, Heteropterna, 226, 231, 237, *238*, *239*, 510, 511, 554, 596, 599, 601, 659.
servulum, Antlemon, *376*.
sessiliformis, Isoneuromyia, 446.
sessioides, Keroplatus, 90, *258*, 279.
setosa, Kelneria, 178, *179*, 488, 489.
Setostylus, 189, 192, 305, **329-338**, 391, 392, 411, 417, 423, 433, 438, 442, 445, 463, 465, 470, 471, **498**, **525-527**, 531, 533, 534, 535, 537, 538, 565, 587, 588, **593-594-595**, 600, 601, 607, *608*, **615**, *616*, *617*, 664, 666.
shannoni, Macrocera, 488.
Sigmoleia, 561.
Silphidae, 635.
simbhanjangana, Macrocera, 164, *167*.
Simuliidae, 123, 380, 425, 556.
Sinemediidae, 20.
singularis, Ceroplatus,214.
singularis, Euceroplatus, 214.
singularis, Keroplatus, 214, 329.
singularis, Probolaeus, *372*.
singularis, Setostylus, 329, *330*, 331, *333*, 334, 525, 526, 593, 594, 600, 601, 664.
smithi, Fenderomyia, 162, *377*.
souzai, Pseudoplatyura, 561.
Speolepta, 30, 48, 49, 82, 384, 385, 420, 435, 564.
Sphaerocera, 48.
Sphaeroceridae, 48.
spinosus, Neoceroplatus, 285, 286, 288, 290, *291*, *294*, *297*, *298*, **301**, 517, 518, 519, 580, 662.
Srilankana, 60, 136, 137, 178, 183, **185-187**, 376, *388*, 389, 397, 400, 405, 408, 416, 419, *420*, 423, 424, 431, 433, 434, 436, 438, 442, 445, 452, 453, 458, 459, *460*, 463, 465, 468, 470, **484**, 489, 490, 494, 495, 565, 573, 574, 655.
steffani, Xenokeroplatus, 350, *351*, 352, *353*, **354**, 355, 470, 530, 531, 595, 665.
Stenophragma, 556, 558.
stigma, Macrocera, 89, *166*, *167*, 170.
stigmoides, Macrocera, 170.
Stratiomyiidae, 81, 556.
striata, Neoempheria, 367.
striatus, Keroplatus, 256, 259, 260, *267*, *268*, 512, 513, 586, 660.
stubbsi, Setostylus, 329, 331, *332*, *333*, 334, 335, *338*, 526, **594**, 617, 664.
stuckenbergi, Asynaphleba, *437*.
stylata, Chiasmoneura, 142, 143, *154*, *156*, *460*, 487, 657.
subcostalis, Rhaetofungivora, 431, *432*.
sucifer Pinus, 573.
summatis, Macrocera, 488.

Source : MNHN, Paris

Sylvicola, 398, 401.
Symmerus, 40, 66, 82, 379, 384, 400, 410, 420, 421, 451, 452, *457*, 467, 468, 564.
Symmerus s. str., 564.
Synapha, 420, 432, 556.
Syndocosia, 374, 389.
Synesostyla, 137, 139, 143, **154-157**, 388, 390, 399, 407, 433, 455, 458, 459, 464, 465, 471, 481, **482**, 484, **487**, 488, 492, 567, 570, 571, 600, 610, 655.
Synneuridae, 19.
Syntemna, 564.
Syrphidae, 74, 80, 557.
Syrphini, 557.
Tabanidae, 48, 556.
Tabanus, 48, 399, 401.
Tamborinea, 189, 378, 394, 395, 396, 397, *400*, 401, 403, 405, 413, 425, 431, 436, 438, 439, *446*, 464.
tamoyoi, Macrocera, *165*.
Tanyderidae, 66, 378, 396, 397, 398, 408, *409*, 411, *427*, 428, 440.
Tanyderus, 348.
tapleyi, Cerotelion, 194, 196, 197, *202*, 461, **501**, 502, 657.
Tarnania, 564.
tasmaniensis, Arachnocampa, 126, 127, 132, 566.
Tasmanina, 560.
Taulyrpa, 193, 378, 395, 411, 413, 418, 436, 459, *460*.
Tentredinidiae, 370.
tergatus, Keroplatus, 256, 257, 259, 260, *270*, **274**, 511, 512, 514, 515, 516, 581, 586, 600, 606, *607*, *613*, 660.
tergatus" (Keroplatus), **612**, *613*, 622.
Tergostylus, 79, 90, 111, 124, 189, 192, 214, **338-346**, 398, 401, 414, 433, 439, 441, 442, 445, 451, 452, 453, 454, 456, 459, *460*, 463, 464, 465, 466, 468, 470, 471, 472, 475, 477, **498-499**, **527-528-539-530**, 531, 534, 535, 536, 537, 538, **587-588**, 601, 617, *619*, *620*, 629, 665, 666.
Tergostylus", 574, **587-595**, **617**, *619*, *620*.
terminalis, Keroplatus, 257, *258*, 259, 260, *265*, *266*, 273, 514, 515, 582, 583, 584, 660.
testaceus, Keroplatus, 90, 112, 114, 117, 202, 252, 256, 257, *258*, 259, 260, *261*, *262*, *263*, 264, 271, 272, 273, 370, 454, 463, 466, 512, 513, 514, 515, 583, 601, 660.
testaceus" (Keroplatus), 512, 514-515, 516, 581, 583, 584, 600, 606, *607*, 631.
testaceus" s. str. (Keroplatus), 584, *625*.
Tetragoneura, 418, 420, 556.
tetraleuca, Heteroptera, 225, 226, *235*, 508, 509, 510, 598, 600, 659.
Thaumaleidae, 60, 556.
thomae, Lycoria, 30.
Thysanura, 65.
tibialis, Synapha, 420.
Tipula, 41, 42, 48, 162.
Tipulidae, 48, 60, 65, 66, 75, 129, 378, 379, 391, 399, 411, 450, 451, 477, 556.
Tipuliformia, 477.
Tipuloidea, 38, 66, 399, 402, 407, 450, 630.
tipuloides, Keroplatus, 22, **35**, *36*, 38, *45*, **49**, 50, **52**, *53*, **55**, *59*, *63*, *67*, **69**, *72*, **76**, *78*, *85*, **86**, 89, 90, **104-109**, *112*, **114**, *115*, **117**, *119*, 202, 255, *256*, 257, *258*, **259**, *260*, *262*, 263, 266, 269, 273, 279, 370, *406*, 415, 446, **448**, *462*, 463, *475*, 476, 512, 513, 516, 583, 584, 586, 601, 660.
tipuloides" (Keroplatus), 512, 515, 586, 606, *607*.
tipuloides' s. str. (Keroplatus), 513-514, 516, 581, 601, *625*.
Tipulomorpha, 42, 360, 417, 423, 433, 437, 453, 456.
Tipuloplecidae, 20.
Tolletia, 189, 190, 232, 312, **346-349**, 391, 392, 395, 396, 422, 423, **424**, 433, 438, 439, 440, 441, **442**, 452, 465, 466, 469, 496, **499**, 523, 531, 533, 534, 537, 538, 574, 578, 601, 606, 666.
Tolletia", **531-533**, 537, *574*-**578**, *606*.
Tortues, 604.
townsendi, Keroplatus, 256, 257, *259*, 260, *267*, *268*, 512, 660.
townsendi", Keroplatus, 513.
transversalis, Transversiplecia, *432*.
triangularis, Heteropterna, 234, *235*, 236, **240**, 508, 509, 510, 659.
Trichocera, 41, 66, 381, *387*, *412*, 456, 457, 458, 467, 468.
Trichoceridae, 65, 66, *380*, 382, 383, *387*, 391, 411, *412*, *456*, *458*, *467*.
Trichonta, 556, 564.
Trichoptera, 66, 129, 411, 573.
Trichosia, 82.
Trigemma, 418, 435.
trilineata, Heteropterna, *235*, 236, 239, *240*, 242, 508, 509, 510, 659.
trinidadensis, Keroplatus, 256, 259, 260, *267*, *268*, 512, 513, 660.
tripunctata, Chiasmoneura, 142, *149*, 150, *151*, 487, 657.
trisectoralis, Eopachyneura, *434*.
tristis, Orfelia, 471.
Trizygia, 556.
troglophila, Neoditomyia, *474*.
Truplaya, 189, 378, 402, 405, 410, **431**, 433, 436, 438, 439, 440, *445*, 446, 448, 458, 468, 469, 472.
Truplayella, 189, 402.
tsacasi, Chiasmoneura, 143, 155, *156*, **157**, 487, 657.
tumida, Megalopsalis, 131.
tusca, Macrocera, 164, *167*.
Tylparia, 389, 417, 435, 439, 441, 558.
uaracui, Placoceratias, 305, 307, 308, *309*, 310, *311*, 520, 662.
uncinata, Macrocera, 164, *167*.
unica, Macrocera, 488.
urichi, Probolaeus, 374.
Urytalpa, 66, 82, *445*, 446, 564, 601.
valida, Diadocidia, *368*.
Vellocoadia, *457*.
venosa, Mesosciophila, 440.
Ventrilobus, 556.
versicolor, Trametes, 233.
Vertébrés, 360, 550, 555, 560, 579, 636.
vespiformis, Nicholsonomyia, *416*, 446, *447*.
victna, Heteropterna, 228, 230, 231, 237, *241*, *245*, **247**, 506, 507, 597, 598, 659.
vitripennis, Cerotelion, 204, 500.
vittata, Chiasmoneura, 142, *149*, 487, 657.
vittata, Macrocera, 89, 112, 114, 151, 167, 170.
vockerothi, Platyroptilon, 313, 314, 316, *318*, *320*, *323*, 521, 523, 524, 663.
Vockerothia, 37, 54, 136, 138, **176-178**, 378, 388, 389, 391, *392*, 399, 411, 417, 424, 425, 451, 452, **431**, 434, 435, 438, 440, 449, 455, 459, 464, 467, 470, **483**, 489, 490, 492, 494, 572, 573, 605, 629, 655.
vrydaghi, Platyroptilon, 312, 313, 346.
vrydaghi, Tolletia, 346, 347, *348*, **349**, 588.
wallacei, Ctenoceridion, 205, 206, *208*, 209, 596, *621-622*.
xanthopus, Microporus, 233.
Xenokeroplatus, 189, 190, 191, 252, **350-355**, 391, 392, 393, 395, 400, 402, 405, 410, 414, 416, 417, 418, 421, 422, 423, 425, 426, 433, 434, 436, 439, 441, 442, 445, 451, 452, 453, 456, 459, 463, 464, 466, 469, 470, 472, 496, **499**, *530*-**531**, 535, 537, 538, 565, 587, 595, 617, *618*, 631, 665, 666.
Xenokeroplatus", 535, 536, 537, 565, 574, 587, *595*, **617**, *618*, *619*, *620*, 631.
Xenoplatyura, 23, 391, 422, 439, 446, 453, 456, 472, 555, 558.
Xylosciara, 82.
zealandicus, Chironomus, 129.
Zelmiridae, 21.
zernyi, Platyroptilon, 312, 313, 315, 316, *317*, *319*, *320*, *323*, 346, 521, 522, 523, 524, 663.
zonaria, Volucella, 80.
Zygoneura, 82, 426.

Source : MNHN, Paris

ACHEVÉ D'IMPRIMER
EN JUILLET 1990
SUR LES PRESSES
DE
L'IMPRIMERIE F. PAILLART
À ABBEVILLE

Date de distribution : 31 juillet 1990.
Dépôt légal : Juillet 1990.
N° d'impression : 7416.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

JUIN 1990

Source : MNHN, Paris

DERNIERS TITRES PARUS
RECENTLY PUBLISHED MEMOIRS

SÉRIE A (ZOOLOGIE) :

Tome 147 : Nicole BERTI (ed.), 1990 — Miscellanées sur les Staphylins. 222 pp. (ISBN 2-85653-158-X) 300 FF.

Tome 146 : Christian ERARD, 1990 — Écologie et comportement des gobe-mouches (*Aves* : *Muscicapinae, Platysteirinae, Monarchinae*) du Nord-Est du Gabon. Volume 2 : Organisation sociale et écologie de la reproduction des Muscicapinae. 234 pp. (ISBN 2-85653-178-4) 320 FF.

Tome 145 : Alain CROSNIER (ed.), 1990 — Résultats des Campagnes MUSORSTOM. Volume 6. 388 pp. (ISBN 2-85653-171-7) 440 FF.

Tome 144 : Jacques FOREST (ed.), 1989 — Résultats des Campagnes MUSORSTOM. Volume 5. 385 pp. (ISBN 2-85653-164-4) 440 FF.

Tome 143 : Jacques FOREST (ed.), 1989 — Résultats des Campagnes MUSORSTOM. Volume 4. 260 pp. (ISBN 2-85653-150-4) 320 FF.

SÉRIE B (BOTANIQUE) :

Tome 31 : Odile PONCY, 1985 — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. Systématique, Morphologie des formes juvéniles, Écologie. 124 pp. (ISBN 2-85653-135-0) 210 FF.

Tome 30 : Lucile ALLORGE, 1985 — Monographie des Apocynacées — Tabernaemontanoïdées américaines. 216 pp. (ISBN 2-85653-132-6) 280 FF.

Tome 29 : Monique KEDDAM-MALPLANCHE, 1985 — Le Pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon. Morphologie et tendances évolutives. 109 pp. (ISBN 2-85653-131-C-8) 220 FF.

Tome 28 : Marie-France ROQUEBERT, 1981 — Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques Champignons microscopiques. 79 pp. (ISBN 2-85653-116-4) 130 FF.

Tome 27 : Auteurs multiples, 1981 — Entretiens du Muséum : Palynologie et Climats, 16-18 octobre 1979. 302 pp. (ISBN 2-85653-110-5) 300 FF.

SÉRIE C (SCIENCES DE LA TERRE) :

Tome 56 : Jean-Paul SAINT MARTIN, 1990 — Les formations récifales coralliennes du Miocène supérieur d'Algérie et du Maroc. 373 pp. (ISBN 2-85653-170-9) 392 FF.

Tome 55 : Georges BUSSON (ed.), 1988 — Évaporites et hydrocarbures. 144 pp. (ISBN 2-85653-155-5) 180 FF.

Tome 54 : Monette VÉRAN, 1988 — Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodiens et Osteichthyens) fossiles et actuels. 114 pp. (ISBN 2-85653-154-7) 150 FF.

Tome 53 : Donald E. RUSSELL, Jean-Pierre SANTORO and Denise SIGOGNEAU-RUSSELL, 1988 — Teeth Revisited : Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology. 462 pp. (ISBN 2-85653-148-2) 625 FF.

Tome 10 : Jacques ROGER, 1962 (Réimpression/Reprint 1988) — BUFFON. Les Époques de la nature. Édition critique. 344 pp. (ISBN 2-85653-160-1) 100 FF.

Prix hors taxe, valides jusqu'à décembre 1990. Frais de port en sus. Vente en France : TVA 2,10 %.

Prices in French Francs are valid until December 1990. Postage not included.

Source : MNHN, Paris

Loïc MATILE est Sous-Directeur au Laboratoire d'Entomologie du Muséum national d'Histoire naturelle, où il est responsable du Service des Diptères depuis 1963. Ses recherches ont surtout porté sur les Mycetophiloidea, qu'il a étudiés au laboratoire et sur le terrain, notamment au cours de plusieurs missions en Afrique tropicale, dans les îles de l'Océan Indien, aux Antilles et en Nouvelle-Calédonie.

Au sein des Mycetophiloidea, Loïc MATILE s'est surtout consacré aux Keroplatidae du monde. En s'appuyant sur un vaste corpus de données morphologiques et systématiques et appliquant la méthodologie cladistique, il confronte dans ce volume les hypothèses de parenté et la paléogéographie, et propose une hypothèse sur l'évolution des Keroplatidae depuis le début du Mésozoïque.

ÉDITIONS
DU MUSÉUM
38,
RUE GEOFFROY
SAINT-HILAIRE
75005 PARIS
1990
ISBN 2-85653-173-3
ISSN 0078-9747

PRIX : 664 FF TTC (France)
650 FF (Étranger)

Source : MNHN, Paris